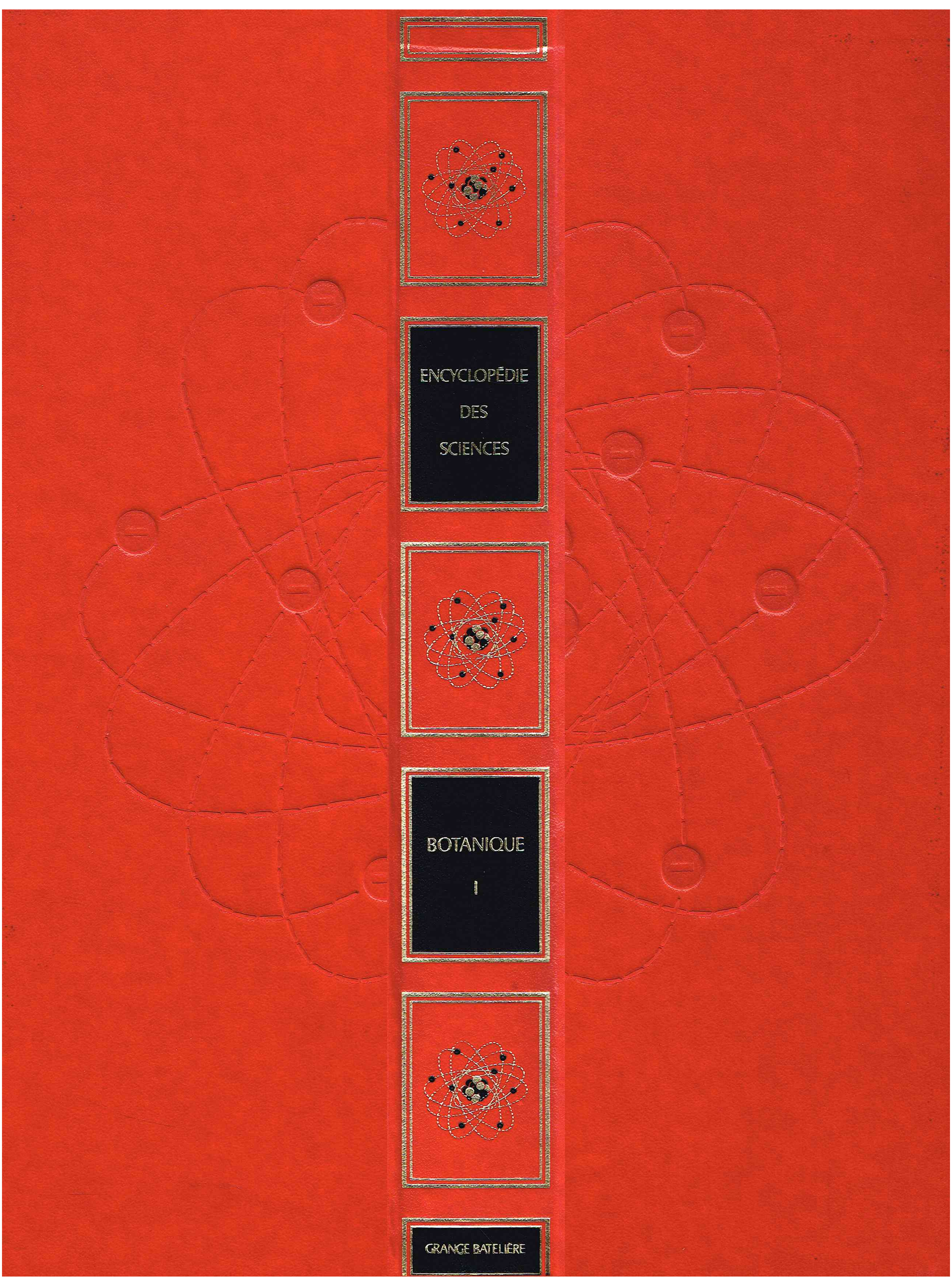

ENCYCLOPÉDIE
DES
SCIENCES
BOTANIQUE
I
GRANGE BATELIÈRE

GRANDE ENCYCLOPÉDIE ALPHA DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

GRANGE BATELIÈRE, PARIS - ÉDITIONS KISTER, GENÈVE - ÉRASME, BRUXELLES-ANVERS

LES VÉGÉTAUX

I

Publiée sous le haut patronage de :
Messieurs les professeurs :
Jean DORST, membre de l'Institut,
Charles FEHRENBACH, membre de l'Institut,
Roger HEIM, membre de l'Institut,
Monsieur l'amiral André JUBELIN,
Messieurs les professeurs :
Pierre LÉPINE, membre de l'Institut,
Louis LEPRINCE-RINGUET, de l'Académie française,
Jean-François LEROY, professeur au Muséum national d'histoire naturelle,
Henri NORMANT, membre de l'Institut,
Monsieur Jacques PICCARD, docteur ès sciences h.c.

Réalisation IDÉES ET ÉDITIONS
16, avenue de Friedland, 75008 Paris

Comité de direction Cristobal de ACEVEDO,
Simone DEVAUX,
Uberto TOSCO.

Rédacteurs en chef Michelle TALANDIER, pour la partie
des Sciences naturelles, géologiques et biologiques
Patrick PHLIPONEAU, pour la partie
des Sciences techniques.

Assistante Françoise MENU.

Recherche de l'illustration Mathilde RIEUSSEC.

Mise en pages Tito TOPIN et Serge BROCHE.

Illustrations techniques Richard COLIN.

Coordinateur des dessins Mario LOGU.

Fabrication Émile REGNAULT - Martine TOTIN.

Directeur de la publication J.P. BRÉVOST.

ont collaboré aux volumes
consacrés aux Végétaux

J.P. LARPENT, pour les Bactéries.
P. BOURRELLY, pour les Cyanophycées et les Algues.
F. ARDRÉ, pour les Rhodophytes et les Phéophycées.
J. NICOT, pour les Champignons.
M.A. LETROUIT, pour les Lichens.
S. JOVET, pour les Bryophytes.
M.L. TARDIEU-BLOT, pour les Ptéridophytes.
C. LEMOINE-SEBASTIAN, pour les Gymnospermes.
M. GUÉDÈS, pour les Angiospermes.

Quatre-vingt-dix pour cent de l'ensemble des scientifiques qui ont vécu depuis le début de l'histoire, sont actuellement en vie. Le nombre de revues scientifiques à travers le monde était d'une centaine au début du dix-neuvième siècle, d'un millier en 1850 et de 10 000 en 1930 ; il atteignait 100 000 en 1960 et s'est accru depuis. Si cette augmentation exponentielle continuait à se manifester pendant quelque temps encore, il paraîtrait chaque année plus de publications scientifiques et techniques qu'au cours de toute la période antérieure.

Les connaissances humaines ont fait récemment des progrès vertigineux. Les horizons se sont régulièrement élargis. Ainsi, en biologie, on étudie maintenant, bien en deçà des formes grossières des chromosomes, les acides nucléiques et les molécules de protéines dont les images sont dorénavant visibles. A l'opposé, le fonctionnement des écosystèmes, gigantesques organes à l'échelle de la biosphère formés d'innombrables espèces groupées en communautés, fait l'objet d'analyses et de mesures précises. Et que dire de la physique où les connaissances acquises un jour sont sitôt dépassées?...

Bien plus, les frontières entre les disciplines s'estompent un peu plus chaque jour. Tel chercheur ne sait plus bien s'il est chimiste, physicien ou biologiste. L'écologiste déborde même vers les sciences humaines, devant sans cesse se référer à l'ethnologie, à la sociologie et à l'économie politique.

Ces vastes connaissances, en perpétuel enrichissement, sans cesse remaniées dans leurs inter relations, ne sont pas seulement académiques. Sitôt acquise, une découverte passe dans le domaine des applications. Chaque jour, nous bénéficions des progrès de la science, convertis par une technologie de jour en jour plus raffinée.

Nul ne peut donc rester en dehors de ce prodigieux mouvement. Mais le grand problème de l'heure présente est celui de l'information, de la mise à la disposition du public des connaissances nouvelles, dont beaucoup modifient des conceptions vieilles de quelques années à peine.

A nulle époque ne s'est plus fait sentir le besoin d'une Encyclopédie synthétisant autant qu'elle résume le savoir de l'homme. De nombreux spécialistes se sont groupés pour présenter celle-ci d'une manière attrayante au lecteur avide de se renseigner et surtout de comprendre selon une formule moderne et bien adaptée aux besoins de notre époque.

Souhaitons qu'au-delà de l'accumulation de connaissances se dégage ainsi, grâce à cette synthèse, un humanisme qui nous permettra d'aborder en confiance les rivages du siècle à venir.

Jean Dorst



Nectaridag Jacana, Milwaukee

▲ *Les êtres vivants dépendent étroitement les uns des autres. Ainsi la fécondation croisée des plantes est souvent assurée par des Animaux : Insectes, Oiseaux, voire Chauves-souris.*

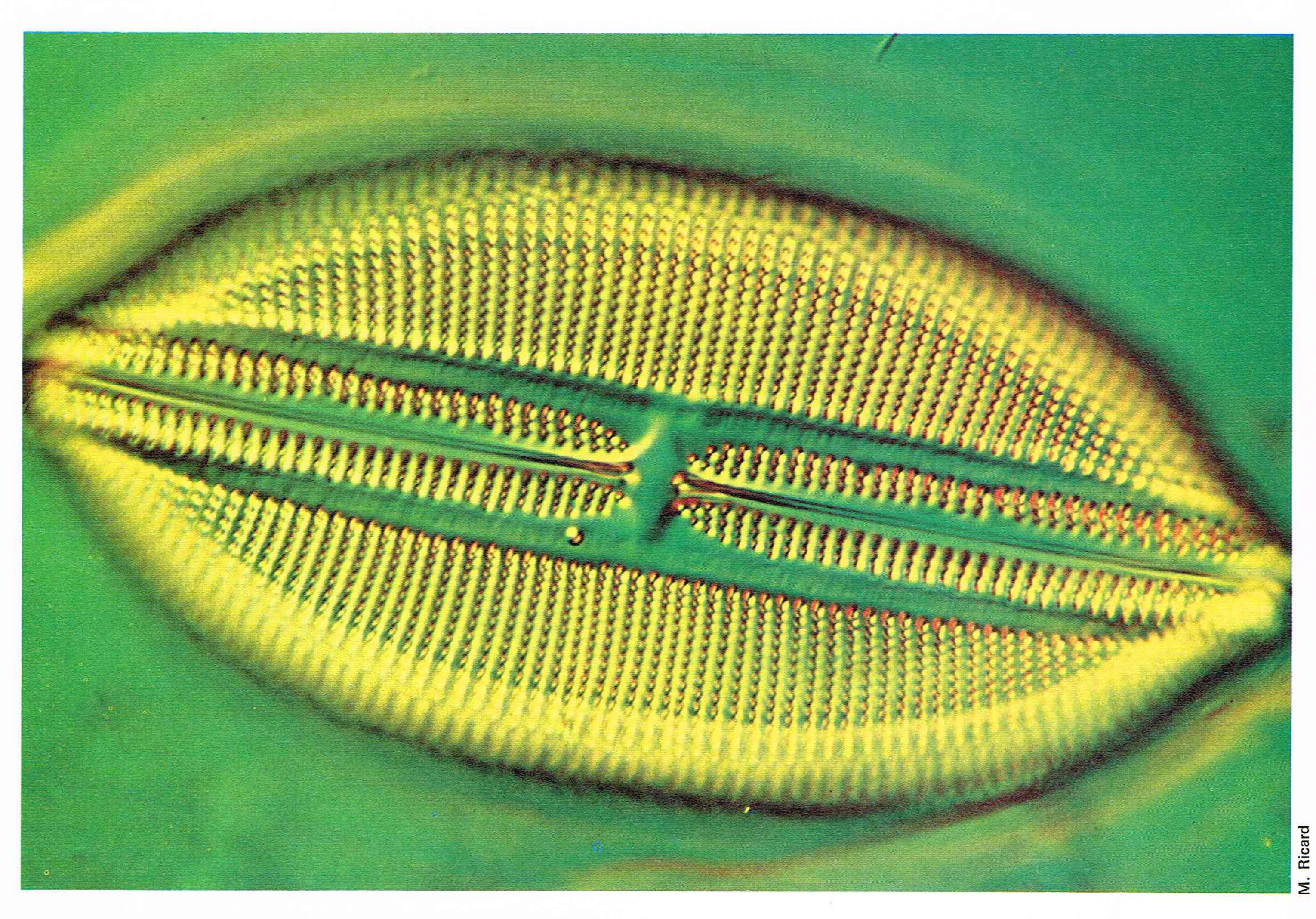
LES VÉGÉTAUX

Bien que la vie elle-même soit difficilement définissable, chaque être vivant peut du moins être caractérisé comme une structure d'existence temporaire formée à partir d'un germe issu lui-même d'un autre être semblable ou presque. Ce germe subit un développement en obéissant à un programme qu'il renferme en lui — à ce que Claude Bernard appelait sa consigne et dont on commence à saisir maintenant la base moléculaire. Ce développement s'accompagne le plus souvent d'une croissance, c'est-à-dire d'une augmentation souvent énorme de la masse de l'individu. Une pareille augmentation est possible grâce à la faculté d'assimilation de matières du milieu externe qui sont élaborées puis incorporées à l'être vivant par lui-même. Cette assimilation existe, d'ailleurs, même en l'absence de croissance puisqu'elle fournit également les combustibles nécessaires à la couverture des dépenses d'énergie que nécessite l'activité de l'être vivant, et permet la synthèse de nouvelle matière vivante, qui vient remplacer celle qui est perdue constamment par suite de destructions liées à l'activité organique ou nécessitées par des remaniements structuraux. L'être vivant est ainsi, suivant l'expression de Cuvier, le siège d'un constant « tourbillon vital ».

L'ensemble des processus qualitatifs du développement et des processus quantitatifs de la croissance conduit l'être vivant à l'état adulte, pendant lequel il est apte à produire de nouveaux germes, sources de nouvelles générations.

La plante, être vivant

Le mouvement est à peu près universel chez les êtres vivants. Puisque la croissance se marque par une modification de taille, il y a mouvement de croissance, lent en général, parfois rapide (une hampe florale de bambou peut croître de plus d'un mètre en une nuit). De même, le déploiement des inflorescences ou l'ouverture des fleurs constituent autant de mouvements. Toutefois, chez la plupart des Animaux, l'être adulte est susceptible de se déplacer dans son ensemble ou du moins de mouvoir certains organes, particularité qui manque à la majorité des plantes pluricellulaires. Chez celles-ci, pourtant, divers organes sont aptes à des mouvements sans rapport avec la croissance,


M. Ricard

▲ *Les Diatomées (ici,* **Navicula robertsiana**) *sont des Algues unicellulaires à pigments jaunes et à carapace siliceuse bivalve délicatement sculptée.*

ou bien d'origine interne, ou bien déclenchés par des stimulations externes, lumineuses, thermiques, mécaniques. Il en est de même des gamètes mâles de beaucoup de Cryptogames et de quelques Gymnospermes, qui sont attirés par les cellules femelles, sans doute du fait d'un chimiotactisme.

On peut admettre que tous les êtres vivants ont une organisation cellulaire et possèdent deux types de molécules d'acides nucléiques (acides ribo- et désoxyribonucléique), les Virus *mis à part, car un seul des deux acides nucléiques est présent au contraire chez un Virus donné, qui ne peut se reproduire lui-même mais doit l'être par une cellule dont il est parasite.*

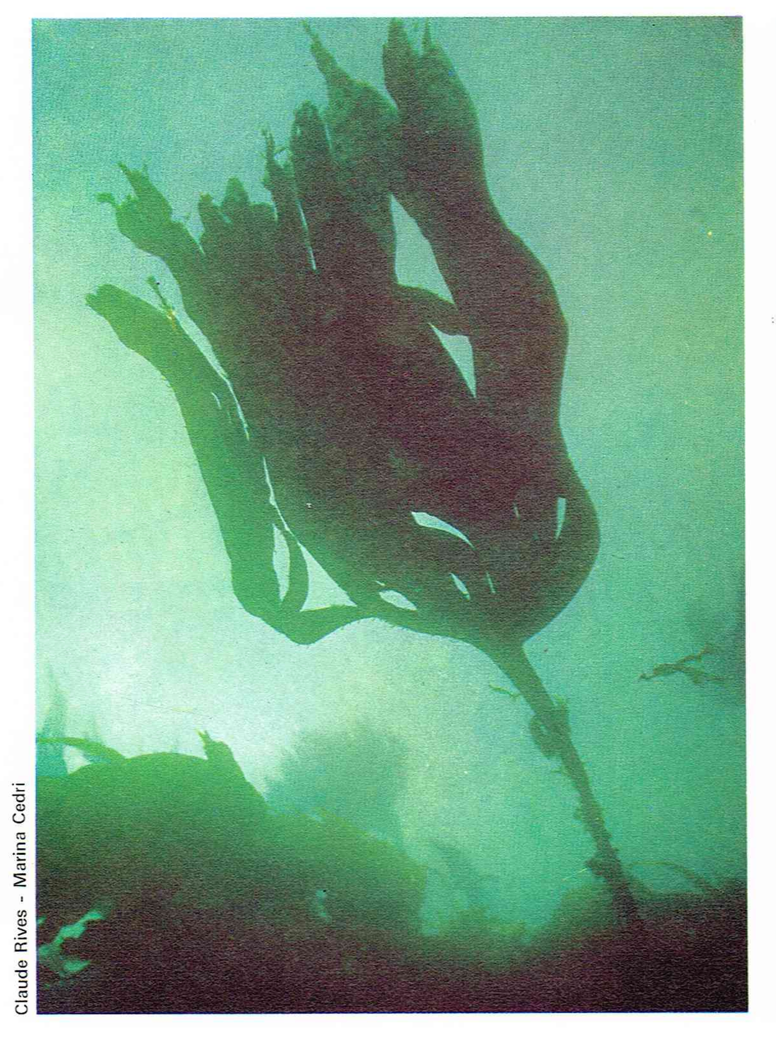
De la Bactérie à la tulipe

Dans toute cellule, un cytoplasme, *d'abord considéré comme une substance simple, et qui s'est révélé comme un mélange de plus en plus complexe, contient des organites figurés et abrite au moins une énorme molécule d'acide désoxyribonucléique (ADN), support de la consigne du germe dont il a été question, et qui demeure dans la cellule adulte, ou dans toutes les cellules si l'être est pluricellulaire. Le cytoplasme renferme aussi, lié en partie à certains granules ou* ribosomes, *le second acide nucléique, nécessaire au déchiffrement du code contenu dans le premier. Le cytoplasme est enveloppé d'une membrane cytoplasmique très mince.*

Dans les cas les plus simples l'être est unicellulaire et ne comporte pour tous organites que les ribosomes mentionnés. C'est un mycoplasme, *parasite endocellulaire d'Animaux ou de Végétaux, mais susceptible d'être cultivé sur des milieux acellulaires artificiels. Il se reproduit par scissiparité. Les mycoplasmes ont été considérés comme des plantes, et, en 1967, on a constitué pour eux une classe des* Mollicutes *entrant dans l'ensemble des* Schizophytes. *Toutefois la plupart des auteurs les rangent encore parmi les Bactéries.*

L'organisation peut se compliquer lorsqu'il s'ajoute une paroi squelettique complexe extérieurement à la membrane cytoplasmique, laquelle tend de plus à former des proliférations vers l'intérieur de la cellule. On obtient une structure bactérienne. Les Bactéries peuvent d'ailleurs se dégrader en « formes L » très voisines des mycoplasmes. La possession de la paroi dure rapproche, un peu superficiellement, les Bactéries des plantes dont les cellules ont aussi une paroi squelettique, mais de composition chimique fort différente. Un argument plus sérieux pour ce rapprochement est la possession de chlorophylle par certaines Bactéries, mais il ne s'agit pas de la même chlorophylle que chez les plantes proprement dites, et son support cellulaire est différent.

Les Algues bleues ou Cyanophycées sont assez voisines des Bactéries ; leur nature végétale n'est plus douteuse, la présence de chlorophylle est générale et il s'y ajoute d'autres pigments. Ces

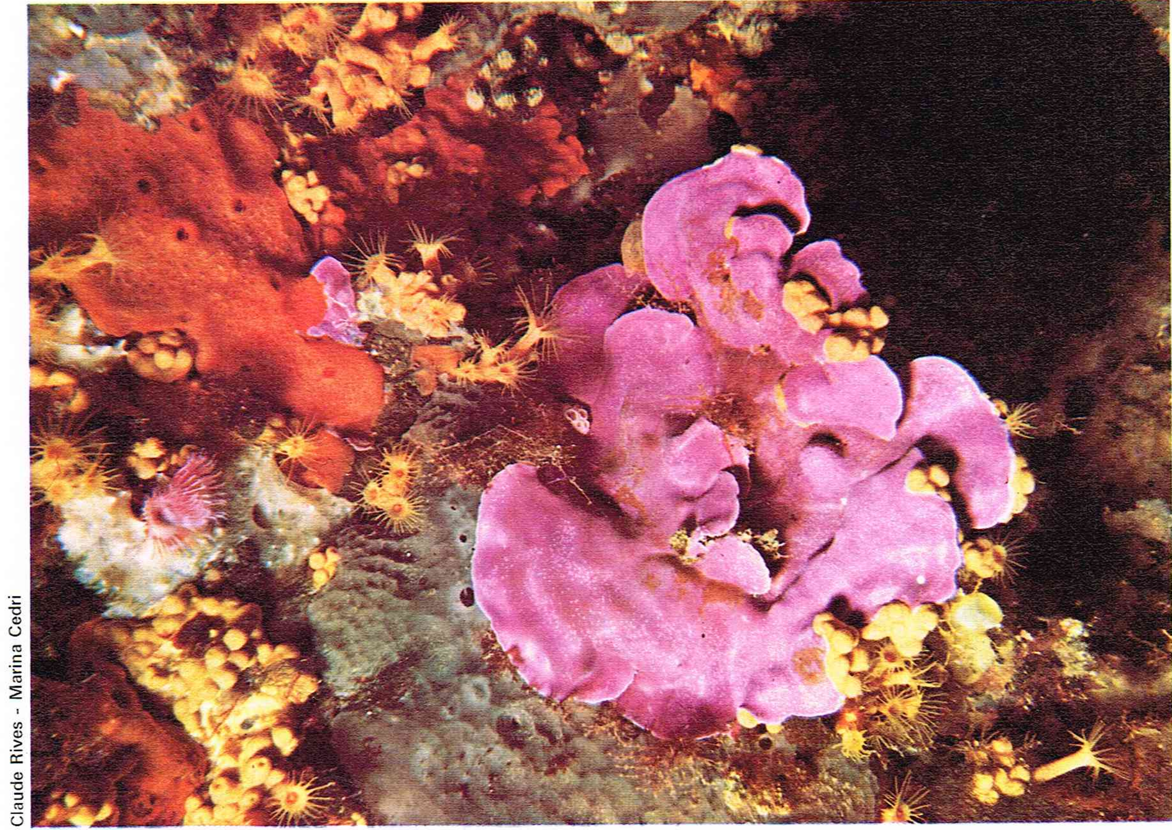


Claude Rives - Marina Cedri



Claude Rives - Marina Cedri

▲ *Les Laminariales, Algues brunes, présentent un appareil conducteur quelque peu comparable au liber des plantes vasculaires (à gauche). Les acétabulaires, Algues vertes constituées d'une seule cellule géante pendant une grande partie de leur vie, servent actuellement à de nombreux travaux de physiologie cellulaire (à droite).*

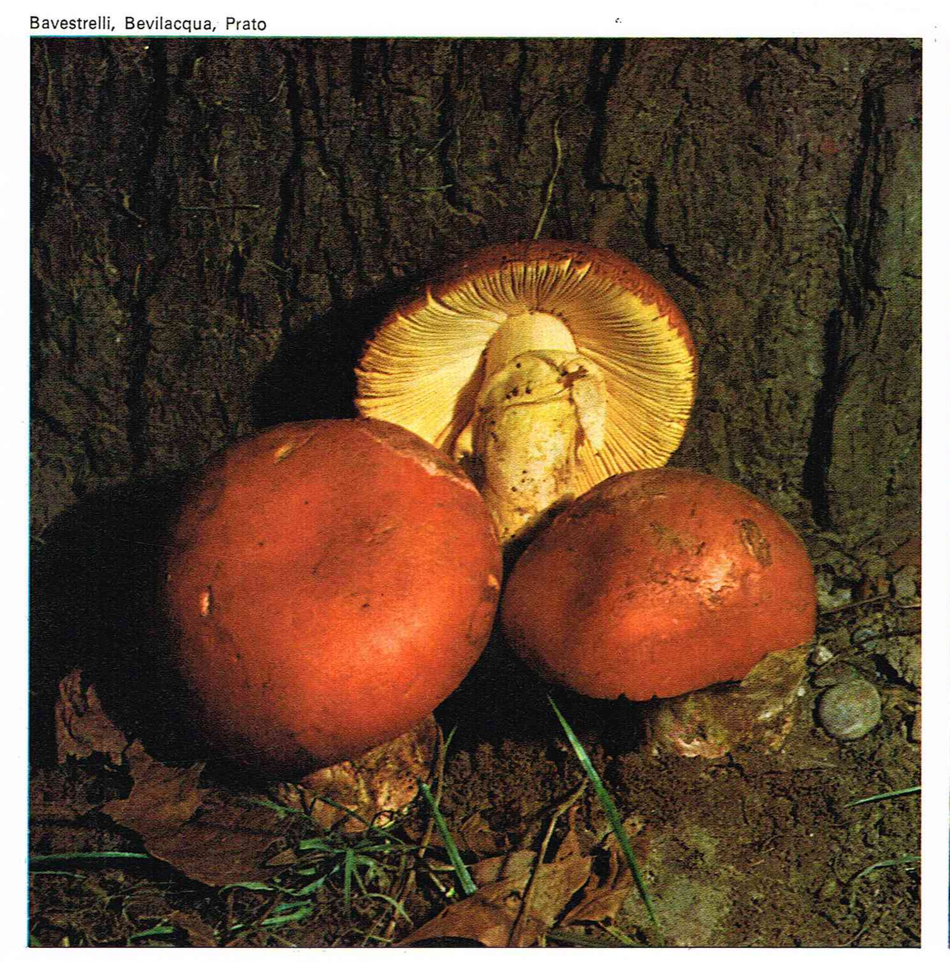


Claude Rives - Marina Cedri

◀ *Les Algues rouges de la famille des Corallinacées, comme ici le* Pseudolithophyllum expansum, *ont des parois incrustées de calcaire, et leur accumulation a pu donner naissance à des roches.*

▶ *Les Agaricales (ici, l'amanite des Césars) sont des Champignons à basides dont les spores naissent sur les lamelles inférieures du chapeau.*

Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

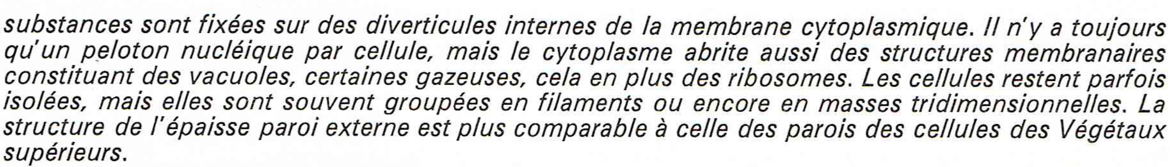


Yves Lanceau - Jacana

▼ *Les Mousses du genre* Splachnum *ont leur capsule dilatée inférieurement en parapluie. Les mouches attirées par cet appendice se couvrent de spores gluantes et concourent à leur dissémination.*



Bernard Mallet - Jacana



substances sont fixées sur des diverticules internes de la membrane cytoplasmique. Il n'y a toujours qu'un peloton nucléique par cellule, mais le cytoplasme abrite aussi des structures membranaires constituant des vacuoles, certaines gazeuses, cela en plus des ribosomes. Les cellules restent parfois isolées, mais elles sont souvent groupées en filaments ou encore en masses tridimensionnelles. La structure de l'épaisse paroi externe est plus comparable à celle des parois des cellules des Végétaux supérieurs.

La présence de chlorophylle permet le processus de la photosynthèse : comme les Bactéries chlorophylliennes, les Cyanophycées sont autotrophes en ce qui concerne leur nutrition carbonée. Elles utilisent le gaz carbonique de l'air pour synthétiser leur propre substance. Et comme, à la différence de la photosynthèse bactérienne, cette photosynthèse s'accompagne de production d'oxygène, on a envisagé que les Cyanophycées aient produit ou contribué à produire l'oxygène de l'atmosphère terrestre. Elles se rencontrent en effet peut-être parmi les plus anciens fossiles connus, vieux de plus de 3 milliards d'années. Les Algues bleues, comme les Bactéries, lorsqu'elles ne sont pas parasites, sont inféodées à un milieu au moins partiellement aquatique.

Parce qu'ils n'ont pas de vrai noyau, enveloppé par une membrane et possesseur de certaines protéines, les Schizophytes, c'est-à-dire les Mycoplasmes, les Bactéries et les Cyanophycées sont considérés comme des Procaryotes *par opposition aux* Eucaryotes *qui vont suivre.*

Chez ces Procaryotes, au moins chez les Bactéries, l'ADN est disposé en une boucle fermée unique. Il n'y a pas de véritable reproduction sexuelle, avec copulation de deux gamètes, mais il existe pourtant une sexualité, bien étudiée chez les Bactéries et dont l'analyse a été abordée chez les Cyanophycées. Une cellule mâle injecte une partie de son ADN, dont la boucle s'ouvre pour la circonstance, à une Bactérie réceptrice femelle qui peut alors acquérir par recombinaison des caractères du segment injecté.

Chez les Eucaryotes, la cellule possède un noyau, c'est-à-dire que l'ADN, qui est bien plus abondant, est réparti en plusieurs filaments ou groupes de filaments alors accompagnés de protéines spéciales et qui sont les chromosomes. *Impossibles à déceler le plus souvent lorsqu'ils sont actifs métaboliquement, c'est-à-dire lorsque la cellule est au repos, en interphase, ils vont s'individualiser en se contractant lors de la division de cette cellule et chacun se clivera de sorte que chaque moitié longitudinale aille dans une cellule fille. De plus, cet ensemble nucléique est enveloppé d'une membrane nucléaire qui d'ailleurs n'empêche pas les rapports cytoplasme et noyau et disparaît le plus souvent lors de la division cellulaire pour se reformer ensuite. Le cytoplasme est beaucoup plus complexe : il comporte des inclusions mitochondriales, siège des enzymes essentielles de la respiration qui, chez les Schizophytes, doivent se tenir sur la membrane cytoplasmique. Un appareil de Golgi est responsable de diverses synthèses, glucidiques en particulier (mais aussi, chez les Diatomées, de la sécrétion de silice). Un réticulum endoplasmique dont la membrane nucléaire est une portion et qui est continu avec l'appareil de Golgi collabore avec ce dernier pour sécréter des protéines. Les ribosomes sont souvent en relation avec lui. Si l'Eucaryote est chlorophyllien, sa chloro-*

S. Prato





phylle est enfermée dans des chloroplastes où elle est portée par des thylacoïdes membranaires. Il y a plusieurs chlorophylles, mais il n'y a pas de chlorophylle bactérienne et la photosynthèse se fait avec émission d'oxygène.

Il existe dans la grande majorité des cas une véritable reproduction sexuée : des cellules particulières (gamètes) sont différenciées ; leur fusion totale aux niveaux cytoplasmique et nucléaire forme un œuf qui est le germe de la génération suivante.

Tous les Animaux sont des Eucaryotes, et aucun Animal ne possède de chlorophylle. On voit donc que la connaissance des plantes les plus simples, ou du moins des êtres qu'on leur rapporte un peu conventionnellement, est essentielle à la compréhension de la vie en général, puisqu'il y a évidemment intérêt à en considérer les formes les plus élémentaires pour comprendre les êtres plus complexes qui nous sont plus familiers. Parmi les Végétaux, d'ailleurs, les Dinoflagellés (Algues unicellulaires) méritent peut-être de constituer un grand groupe spécial des Mésocaryotes car leur noyau possède une membrane sans qu'il y existe les protéines spéciales caractéristiques des Eucaryotes (Dodge).

La possession de chlorophylle n'est pas universelle chez les plantes eucaryotes, et l'ensemble des Champignons en est dépourvu. Toutefois la présence d'une paroi squelettique propre à chaque cellule les rapproche des plantes. Pourtant la structure chimique de celle-ci est particulière, et on n'y trouve guère de cellulose, qui est alors atypique. Il y existe au contraire de la chitine, présente aussi dans la cuticule des Arthropodes. Les Champignons possèdent du glycogène comme les Animaux. Pourtant, il s'agit assez vraisemblablement de plantes, mais on ne peut nier qu'ils forment un groupe bien à part, comme le souligne le schéma de Whittaker qui en fait un règne séparé. On leur a pourtant trouvé des analogies avec certaines Algues (Chadefaud).

La structure filamenteuse y est la règle, mais certains sont unicellulaires. Quelques-uns ont des cellules mobiles, avec un appareil locomoteur du type de celui des Eucaryotes, et bien plus complexe que celui des Bactéries.

Si nombre de Champignons vivent en milieu aquatique, beaucoup s'en sont aussi affranchis, et l'absence de cellules nageuses les en rend spécialement indépendants, mais, du fait qu'ils sont dépourvus d'appareil conducteur, ils ne peuvent atteindre de grandes tailles.

Chez les Algues, la présence de chlorophylle est générale ; c'est occasionnellement qu'elle a pu disparaître au cours de l'évolution. Elle est toujours contenue dans des chloroplastes qui, dans ce groupe, ont acquis des formes souvent remarquables. Les Algues forment un ensemble qui a dû évoluer depuis très longtemps de façon indépendante et on y trouve presque tous les niveaux d'organisation : cellules isolées, filaments, lames bidimensionnelles, masses tridimensionnelles peu différenciées, et enfin corps massifs d'organisation complexe, avec différenciation de portions latérales comparables à des feuilles, de méristèmes apicaux et même d'un appareil conducteur qui n'est pas sans ressemblance avec le liber des plantes vasculaires. Mais il n'y a pas de bois. La paroi squelettique est souvent très complexe ; elle est essentiellement formée de cellulose, mais elle peut être remplacée

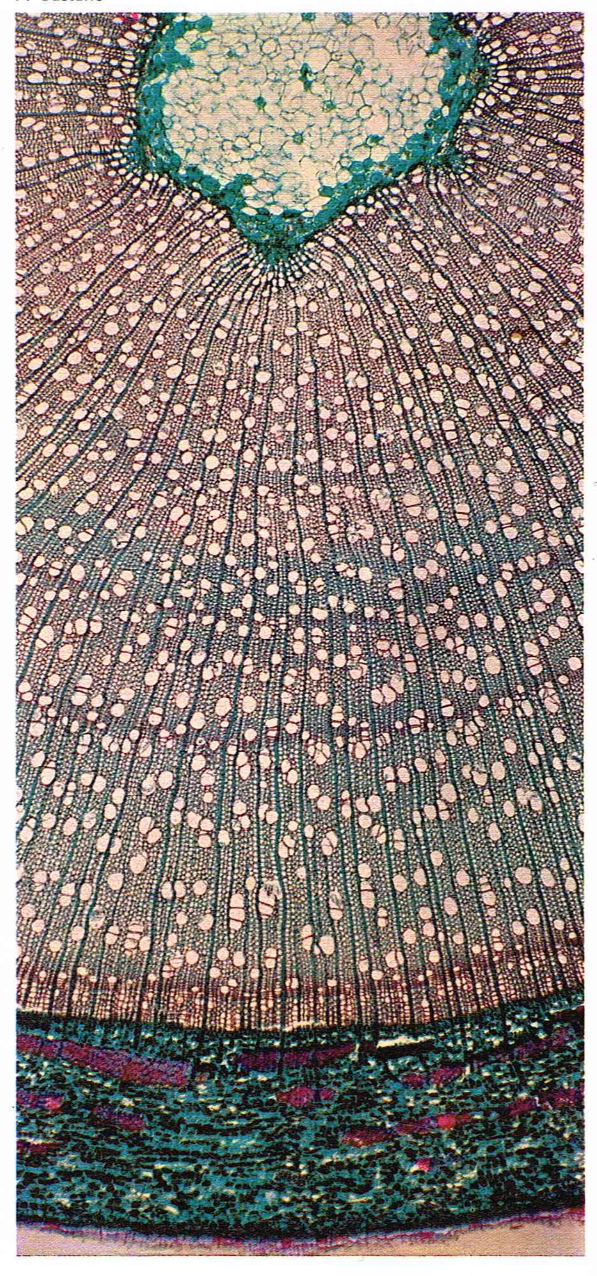
▲ ***Le*** **Pteridium aquilinum** ***est la fougère-aigle. Seules, les grandes feuilles très ramifiées ou frondes sont apparentes ; elles sont insérées sur une tige souterraine.***

◀ ***Les Lichens résultent de l'association d'un Champignon et d'une Algue verte ou d'une Cyanophycée. Le*** **Cladonia coccifera** ***forme des « podétions » dressés, bordés de pourpre.***

P. Castano



P. Castano



▲ *Les Cycadacées (ici* Cycas revoluta) *sont des* Gymnospermes *dont les feuilles sont ramifiées et, dans leur jeunesse, enroulées en crosse comme celles des Fougères. Elles forment des feuilles sexuées qui ne sont pas sans rappeler les pièces florales des Angiospermes.*

▶ *Les Angiospermes Dicotylédones sont les seules plantes actuelles à présenter des formations libéro-ligneuses secondaires, comme celles de ce rameau de peuplier vues en coupe transversale.*

par une carapace cellulosique intérieure cependant à la membrane cytoplasmique chez les Dinoflagellés ou par une pellicule ectoplasmique soudée intérieurement à celle-ci chez les Euglènes.

La nature des chlorophylles et des autres pigments est en bonne corrélation avec d'autres caractères et permet donc de distinguer des groupes d'Algues, vertes, jaunes, brunes et rouges. L'immense majorité des Algues est inféodée au milieu aquatique.

On a voulu voir des rapports entre certaines Algues vertes et les Animaux. Certains stades du cycle vital des Volvox *rappellent ainsi des étapes de l'embryologie des Animaux. Le cycle des Algues rouges a été comparé à celui de certains Champignons; de même, certains aspects des organes de la fécondation ont été rapprochés dans les deux groupes.*

Les Végétaux eucaryotes considérés jusqu'à maintenant constituent l'ensemble des Thallophytes, *par opposition aux* Cormophytes, *quoiqu'ils soient un groupe bien moins homogène que le second. Ces Thallophytes ne montrent pas de différenciation en tiges et feuilles, sauf chez certaines Algues brunes; de toute manière, ils ne forment pas de bois, même s'ils présentent un appareil conducteur. Leurs cellules reproductrices ne sont pas élaborées dans des organes complexes à paroi elle-même pluricellulaire, ou* gamétanges, *elles se différencient à l'intérieur d'une seule cellule mère ou* gamétocyste.

Les Cormophytes comprennent les Muscinées ou Bryophytes, les Fougères ou Ptéridophytes et les plantes à graines (Spermaphytes ou Spermatophytes). La plupart d'entre eux ont conquis plus ou moins parfaitement le milieu aérien. Malgré les différences considérables d'aspect, on peut dire qu'il s'agit d'un groupe homogène. L'organisation en tige et feuilles est constante, quoique, chez des Bryophytes et quelques Spermaphytes, on trouve des exemples de régression à une structure de thalle. L'appareil conducteur présente du liber et du bois. Il y a du bois, et peut-être de la lignine chez quelques Bryophytes. Le liber, présent chez un plus grand nombre de ces dernières, est assez comparable à celui des plantes à fleurs, et elles possèdent souvent aussi un tissu analogue au

George Rodger - Magnum


Bavestrelli, Bevilacqua, Prato





▲ Le fruit de l'arbousier **(Arbutus unedo),** ***arbuste propre aux régions méditerranéennes, est une baie globuleuse de saveur légèrement acide (à droite).***

◀ Les saules sont dioïques et leurs fleurs sont groupées en chatons. Leur grande simplicité peut être le fait d'une évolution régressive.

bois, même s'il n'est pas lignifié. L'existence de cellules conductrices permet de parler de Trachéophytes au lieu de Cormophytes, encore qu'on évite classiquement d'inclure les Bryophytes dans les Trachéophytes, mais à tort.

Les structures reproductrices sont des gamétanges. La comparaison entre elles est aisée pour ce qui est du gamétange femelle, encore que l'homologation des archégones *des Bryophytes, Ptéridophytes ou Gymnospermes avec les cellules sexuées du sac embryonnaire des Angiospermes soit très problématique. Pourtant les Cormophytes peuvent être appelées aussi Archégoniates, tant l'ensemble de l'organisation rapproche les Angiospermes des plantes à archégones classiques.*

Il est possible que les Bryophytes dérivent par régression de groupes de Cormophytes plus évolués.

Les Spermaphytes se caractérisent par la présence d'une graine, organe de dissémination par la plante mère et renfermant la spore femelle qui, elle-même, contient le prothalle femelle, dont un ou plusieurs gamètes femelles ont été fécondés ou vont l'être peu après la dissémination. Le plus souvent, un embryon est déjà formé lorsque la graine est disséminée, en particulier chez les Angiospermes. Il est entré en vie ralentie. La graine contient les réserves qui permettront le début de son développement ou germination.

Chez les Angiospermes, les ovules, qui sont les structures dont la transformation va donner les graines, sont enclos dans un ovaire. Celui-ci est constitué de carpelles laminaires reployés, souvent unis les uns aux autres, et portant les ovules sur leurs marges, encore que cette disposition fondamentale soit parfois difficile à saisir. L'ovaire se transformera en fruit après la fécondation ; il est par ailleurs organisé pour la faciliter. Chez les Gymnospermes, les ovules sont souvent aussi portés par des sortes de carpelles, mais ils sont alors le plus souvent dorsaux et les carpelles ne sont jamais clos. Ils forment au contraire de simples écailles (Conifères). Les ovules des Gymnospermes peuvent aussi être portés par l'axe.

R. Bazzano



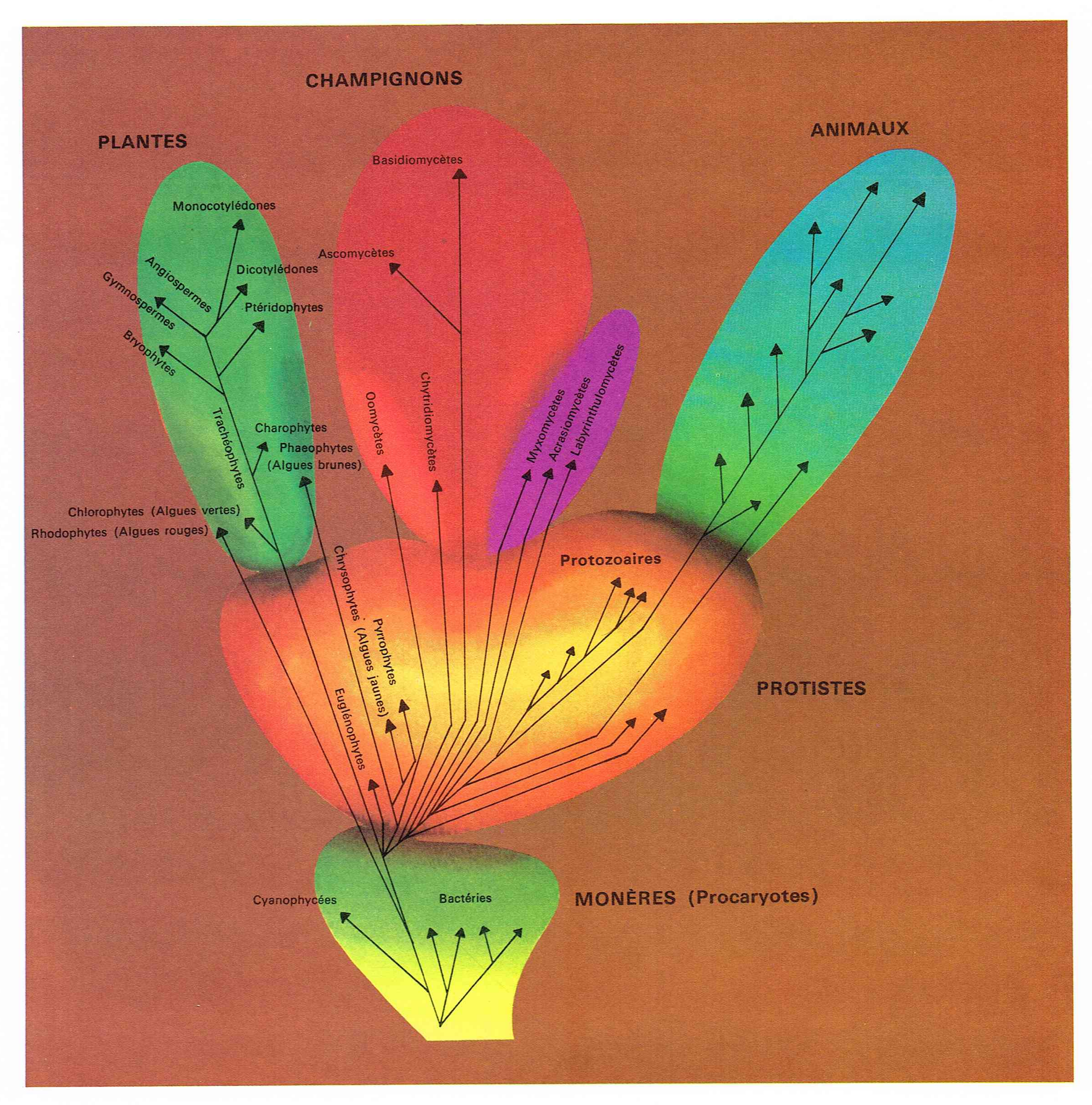
▲ *Dans cette forêt des pentes du Kilimandjaro (Tanzanie), la végétation est plus clairsemée que dans la forêt dense, mais les épiphytes sont encore très abondants.*

Étamines et carpelles sont homologues des feuilles végétatives. A ces phyllomes sexués s'ajoutent des phyllomes stériles à rôle protecteur ou attracteur d'Animaux facilitant éventuellement la pollinisation : le calice et la corolle. L'ensemble forme une fleur.

Par la possession de ces fleurs, les Spermaphytes méritent aussi le nom d'Anthophytes, et, comme ces fleurs rendent leur appareil reproducteur très voyant (φανερός), on parle de Phanérogames, *par opposition aux autres plantes ou* Cryptogames.

Une évolution buissonnante

Il semble que les différentes lignées de Végétaux aient manifesté au cours de leur différenciation des aptitudes communes : toutes sont sans doute parties de l'état unicellulaire puis ont formé des thalles filamenteux, laminaires et tridimensionnels. La complication de leur corps a nécessité le développement d'un appareil conducteur au moins par deux fois, chez les Algues et les Cormophytes ; chez ces derniers il a permis l'apparition de formes aériennes très grandes.

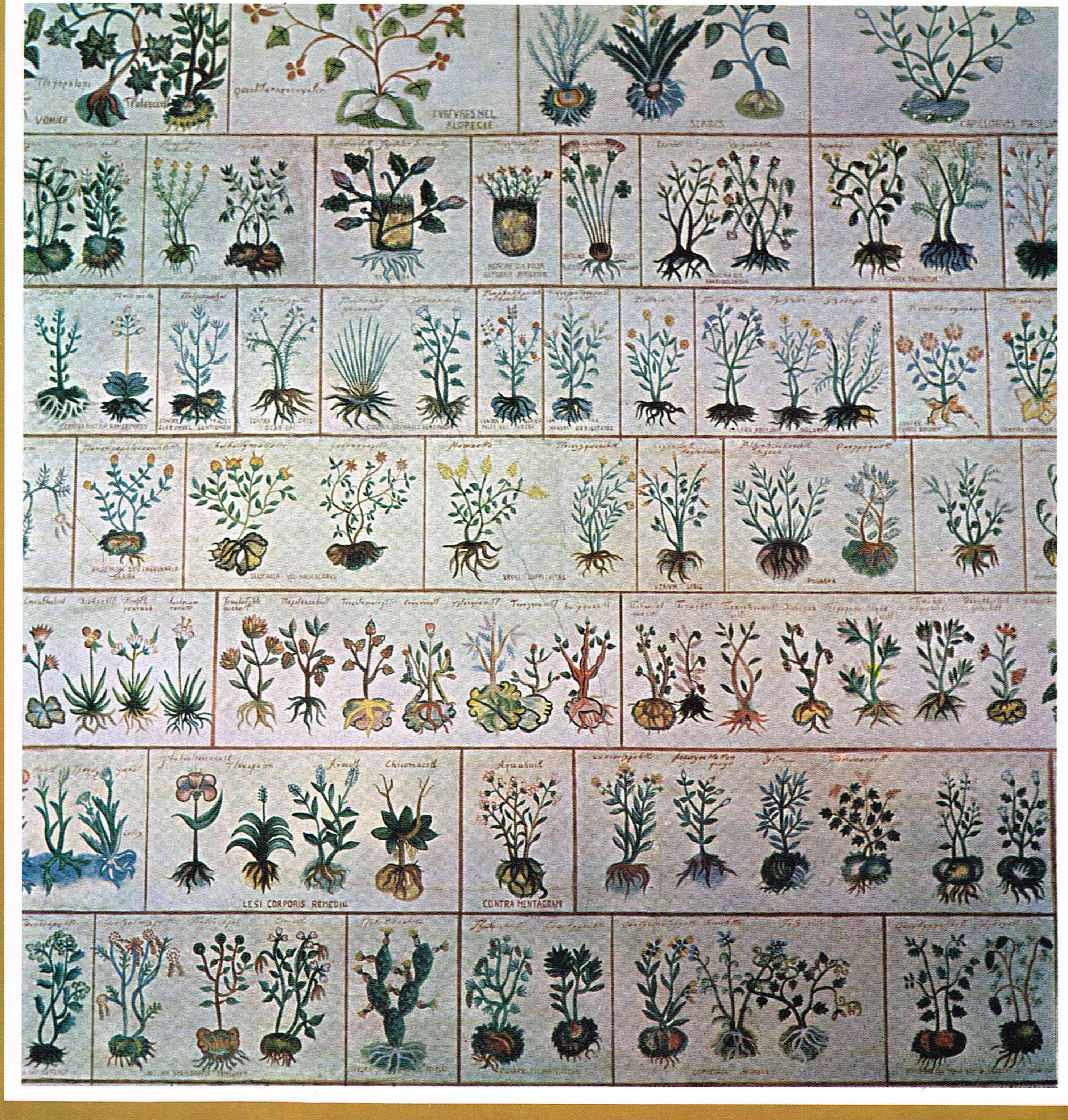


▲ *Système du monde vivant à cinq règnes, d'après Whittaker, 1969 (modifié). Dans ce système, les Champignons ne sont pas considérés comme des plantes.*

En présence de tels faits, on peut admettre que la nécessité de s'adapter à des conditions communes est seule responsable de la ressemblance entre les groupes présentant le même niveau d'organisation et appartenant à différentes lignées : Algues et Champignons unicellulaires par exemple. Une simple convergence de ce genre rend peu intéressante la formation de « groupes horizontaux » comme celui qui rassemble tous les êtres unicellulaires, Animaux et Végétaux, car ceux-ci sont extrêmement variés, souvent très évolués à leur façon, et d'une manière buissonnante.

Un groupe synthétique disparu d'êtres unicellulaires a dû exister, mais il est perdu. Nous n'avons aujourd'hui que des formes spécialisées de phylums différenciés à partir de ce groupe.

Comme, à un certain point de vue, cet ensemble est cependant le reflet d'une unicellularité ancestrale, on peut partant le considérer comme définissant un niveau d'organisation des Protistes, compris entre celui des Procaryotes (Monères) et celui des Eucaryotes pluricellulaires. C'est ce que représente le schéma de Whittaker (1969). Mais ce tableau ne doit pas être considéré comme un arbre généalogique. Des Bactéries, situées tout à la base, appartiennent au monde actuel et sont aussi évoluées à leur manière que les Angiospermes ou les Arthropodes.



Bavestrelli

▲ *Les hommes comprirent très tôt l'intérêt utilitaire des Végétaux. Les ouvrages relatifs aux plantes médicinales font partie du patrimoine culturel des civilisations les plus reculées. Ainsi le peintre contemporain mexicain Diego Rivera (1886-1957) s'inspira de manuscrits anciens pour composer cette fresque (Mexico).*

ESQUISSE HISTORIQUE DE LA BOTANIQUE

Bien que la plante constitue un objet moins attrayant que l'Animal du point de vue anthropomorphique, dans la mesure où la vie y est moins apparente, l'intérêt utilitaire qui lui fut vite reconnu conduisit de très bonne heure les hommes à se pencher sur elle. Et la réflexion spéculative commença à s'associer, pour le moins dans le monde de la "philosophie" grecque, à la recherche empirique.

Il est remarquable de constater l'ancienneté de la découverte par l'homme des plantes utiles à son alimentation, qu'il s'agisse de céréales de l'Ancien Monde ou du maïs en Amérique, et il faut reconnaître que les trois ou quatre derniers millénaires n'ont apporté que des améliorations à des céréales déjà reconnues sans que de nouvelles espèces puissent être découvertes qui s'ajouteraient aux premières ou les supplanteraient. Cela ne signifie pas d'ailleurs que, même d'un point de vue utilitaire, la préservation de la flore dépourvue apparemment d'intérêt économique soit à négliger. Ainsi, le téosinte, plante voisine du maïs et non exploitable directement, est la source de gènes qui, par hybridation, sont incorporables au génome de la plante utile et peuvent permettre chez elle l'apparition de formes intéressantes qui ne pourraient être obtenues autrement.

*La nécessité dans laquelle nous nous trouvons encore de l'étude à la fois purement descriptive et pratique d'une flore restée relativement vierge comme celle de Madagascar nous replace dans la situation qui était celle de la botanique européenne depuis l'époque antique jusqu'au XVI*e *siècle. L'intérêt pratique avait conduit déjà les* rhizotomes *grecs (« coupeurs », exploiteurs de racines) à élaborer une nomenclature des plantes, et, naturellement, des ressemblances apparaissaient entre elles, conduisant à donner à des groupes de plantes un nom commun, c'est-à-dire à établir une taxonomie. Des divisions et subdivisions du groupe étaient indiquées par des noms supplémentaires correspondant à chacune d'elles, jusqu'à celui d'une plante dont tous les individus étaient ou paraissaient identiques, c'est-à-dire d'une espèce. Mais, comme, souvent, une division suffisait dans le groupe, on aboutissait déjà à une nomenclature binaire.*

*Toutefois, et ceci jusqu'au XVI*e *siècle, la cause des rapprochements de deux ou plusieurs plantes n'était pas toujours tirée de caractères empruntés à la plante elle-même. Ainsi, pour prendre des exemples relevés par Sprague dans les* Herbarum vivae eicones *d'O. Brunfels (1530-36), le rassemblement de plantes disparates sous le nom de* Consolida *reposait sur leur utilisation pour aider à la cicatrisation des blessures. Ou bien des ressemblances très superficielles suffisaient à donner un nom commun à un groupe de plantes : la forme de la feuille conduisait à associer les plantains et l'*Alisma plantago-aquatica*; ou bien une verveine, un séneçon et un sisymbre, par exemple, étaient placés dans le même genre parce que leurs feuilles étaient pinnatifides et leur port, leur* habitus *assez voisins. On comprend aisément que, dans cet ordre d'idée, les herbes et les arbres devaient être séparés en deux grands groupes fondamentaux, et cela depuis l'Antiquité avec Théophraste (370-285 av. J.-C.) jusqu'à la fin du XVIII*e *siècle.*

L'esprit de ces premières classifications survit d'ailleurs dans des classifications populaires actuelles, et il serait intéressant de les comparer à celles qui sont en usage chez des populations « primitives » d'aujourd'hui.

Une appréciation plus précise des vrais rapports des plantes ne pouvait manquer d'apparaître à la suite d'une observation plus soigneuse. Le simple examen détaillé de la feuille d'une verveine et d'un séneçon aurait montré bien des différences. Mais surtout la séparation apparut flagrante quand on considéra l'appareil reproducteur. Des descriptions de fleurs intéressantes mais confuses se trouvent déjà chez Théophraste, mais c'est à André Césalpin (1519-1603), dont le De plantis *parut en 1583, que revient le mérite d'avoir, le premier, utilisé ce critère pour chercher à grouper les plantes. Césalpin s'intéressait spécialement au nombre de loges du fruit, au nombre de ses graines, et au caractère infère ou supère de ce fruit.*

*Charles Linné (1707-1778) dominera la botanique du XVIII*e *siècle, et demeure encore à juste titre le plus célèbre des botanistes. Il serait très dangereux de le juger d'après son seul système sexuel, dont lui-même reconnut toujours le caractère artificiel; il s'attribuait comme un de ses titres de gloire essentiels d'avoir reconnu des genres naturels : ceux de ses prédécesseurs ne l'étaient que dans l'intention, les siens le seront vraiment, dit-il, car il se fondera sur la « fructification », sur l'appareil reproducteur pour leur établissement. Linné était un lecteur de Césalpin, et son approche à ce sujet révèle la même dualité : un certain apriorisme existe, mais l'expérience du botaniste instruit par les confusions de ses ancêtres joue un rôle essentiel. L'appareil végétatif, disait-il en reprenant une vue de Césalpin, n'est que la « chenille » de la plante. Sa métamorphose va donner la fleur, et, comme pour un Insecte, c'est cet imago qu'on étudiera préférentiellement. Quant aux caractères à utiliser parmi ceux de la fleur, Linné était très éclectique : aucune règle préétablie ne vaut alors, c'est le genre qui fait le caractère et non le caractère le genre. La « symétrie » générale de toutes les parties de la fleur doit être utilisée.*

A l'intérieur de ces genres, Linné se vantait d'avoir su reconnaître de vraies espèces, constantes, parce qu'il les avait distinguées de ce qu'il nommait des variétés. Celles-ci étaient pour lui des modifications contingentes des espèces sous l'effet du milieu. Bon nombre des rassemblements qu'il fit ainsi ont dû être à nouveau démembrés, mais il est bien vrai qu'il eut raison de grouper dans une même espèce de nombreuses formes cultivées dont la ressemblance avait échappé aux botanistes qui ne se préoccupaient pas assez de l'appareil reproducteur.

Ces genres peuvent être disposés arbitrairement dans les classes du système sexuel établies d'après le nombre d'étamines, de carpelles ou de styles et de stigmates, la taille relative des étamines, les soudures qui existent entre étamines et ovaire ou entre étamines entre elles, ou la présence d'un seul sexe sur un individu donné. Les classes en question permettent de trouver le nom du genre puis de l'espèce, qui permettra à son tour d'avoir accès à toutes les connaissances qui ont pu être acquises sur elle :



▲ ***Le premier, Césalpin accorda la plus grande attention à la structure des fruits dans son* De plantis *paru en 1583.***

▼ ***En publiant en 1694 ses* Éléments de botanique, *Tournefort inventoria le règne végétal suivant un système qui ne fut détrôné que par la méthode naturelle d'A.-L. de Jussieu, un siècle plus tard.***



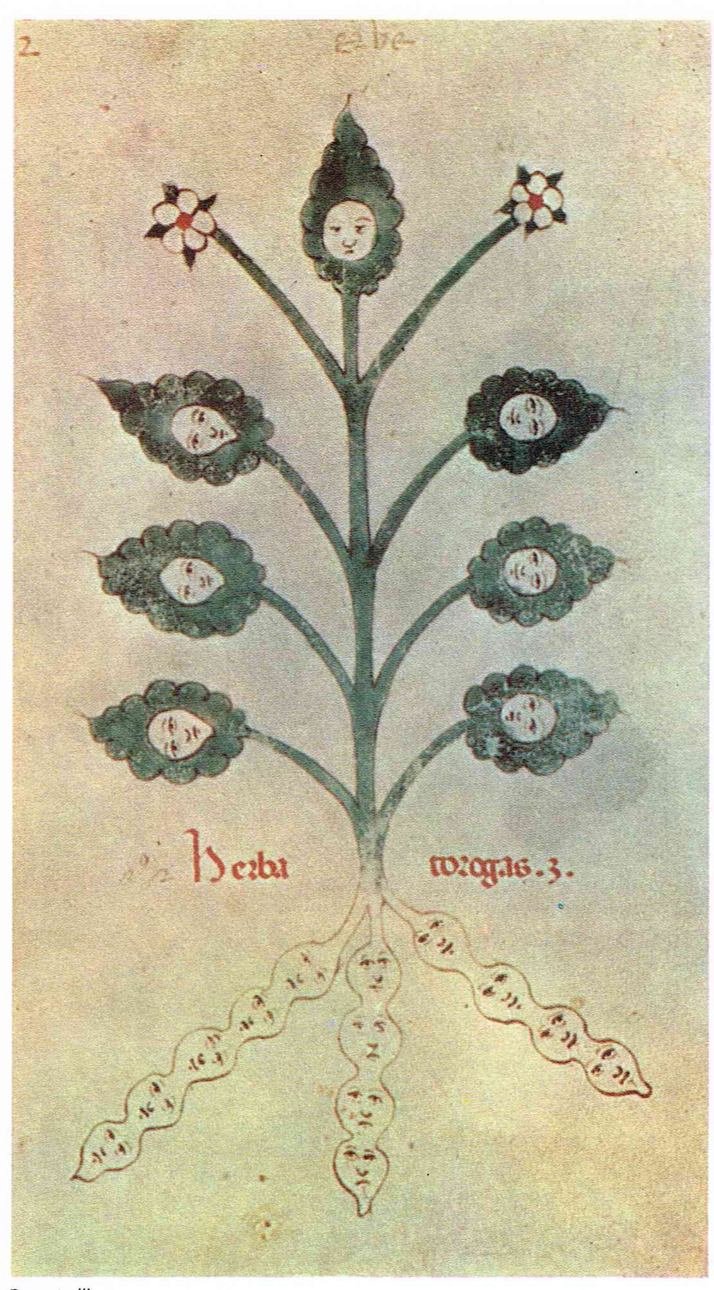
▶ Les peintures de ce manuscrit persan du XVe siècle (Topkapi Sarayi, Istanbul) montrent une stylisation comparable à celle des manuscrits occidentaux de la même époque.

▼ Dans les manuscrits médiévaux, les illustrations de plantes copiées les unes sur les autres devenaient méconnaissables, il en fut de même dans les premiers ouvrages imprimés.

Nomina si nescis, perit et cognitio rerum *(Si tu ignores les noms, disparaît aussi la connaissance des choses). Mais cette disposition n'est pas naturelle, la nature rassemble les genres en ordres que Linné commençait à chercher en 1738, auxquels il s'intéressait toujours en 1751 et 1764 et qu'il enseignait en 1764 et 1771. A trois reprises au moins il publia la liste à laquelle il était arrivé. Mais comme il l'écrivait à André Thouin, il n'était pas satisfait de ses résultats, car il ne savait pas trouver de caractères empruntés à l'appareil reproducteur pour définir ses ordres. La réserve que l'étude des botanistes passés l'avait conduit à manifester à l'égard de l'*habitus *l'empêchait alors, comme l'a vu Daudin, d'accorder pleine confiance à ses ordres naturels. Pourtant la comparaison avec les tentatives contemporaines de Bernard de Jussieu et d'Adanson a montré à Stafleu que les résultats de Linné étaient similaires, et Linné est bien l'un des pères de la classification naturelle supragénérique. Il a aussi remarqué l'existence de rapports multiples entre les plantes et comparé le plan du règne végétal à une carte géographique, plutôt qu'à une série linéaire. Il s'opposait en cela à l'idée de chaîne, dominante de son temps, et était certainement dans le vrai.*

Linné, comme on sait, est surtout connu pour la création de la nomenclature binaire. *A l'intérieur de chaque genre, les auteurs prélinnéens cherchaient en général à caractériser chaque espèce par une phrase descriptive qui pouvait être assez longue et qui permettait non seulement de* nommer, *mais de* décrire *brièvement l'espèce. Linné, à partir de 1749 et surtout de 1753, munit chaque espèce d'un nom trivial, formé d'un seul mot permettant simplement de la nommer, sans la décrire. La nomenclature binaire fut adoptée très rapidement par les auteurs; elle est toujours actuellement employée.*

Linné publia les inventaires critiques, descriptifs et synonymiques les plus complets du règne végétal, et son Species plantarum *(1753) ainsi que la partie botanique de son* Systema naturae, *maintes fois réédités et augmentés, prirent la place des livres de Bauhin et Tournefort. Le*



Bavestrelli



Roland et Sabrina Michaud - Rapho

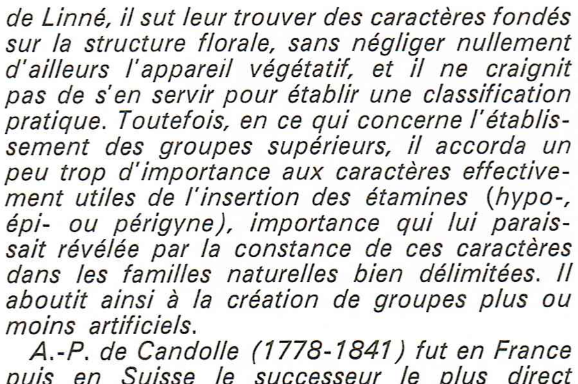
Species *était encore réédité et refondu durant le premier tiers du XIX*e *siècle.*

Michel Adanson (1727-1806) est important pour avoir lourdement et justement insisté sur la nécessité de tenir compte de tous les caractères des plantes dans l'établissement de leurs rapports.

Ensuite, suivant les cas, on pourra choisir tel ou tel organe pour caractériser une famille. Toutefois, on vient de le voir, la démarche de Linné n'était pas tellement différente. Le désir de rechercher des caractères floraux était sage, et, encore aujourd'hui, les familles sont caractérisées essentiellement d'après leurs fleurs.

Le système de Bernard de Jussieu (1699-1777) comportait dans son dernier état des familles comparables aux ordres naturels de Linné dont il s'était probablement inspiré. Comme l'a vu Dumortier, celles-ci étaient rangées en Acotylédones (Cryptogames), Mono- et Dicotylédones, puis, à l'intérieur de chacun de ces groupes, ordonnées suivant les classes fondées sur l'insertion des étamines et proposées par Gleditsch en 1749 et 1764. C'est au neveu de Bernard, Antoine-Laurent, qu'est due en fait l'expansion de la classification naturelle. Ce dernier exposa en 1773 ses principes généraux, tenant compte de l'insertion des étamines. Il perfectionna ensuite son système et l'utilisa en 1789 pour son Genera plantarum *dont le retentissement considérable marque l'introduction effective de la méthode naturelle dans le monde des botanistes.*

A.-L. de Jussieu établit lui aussi ses familles, au nombre de cent en 1789, en s'appuyant principalement sur son intuition, mais, à la différence



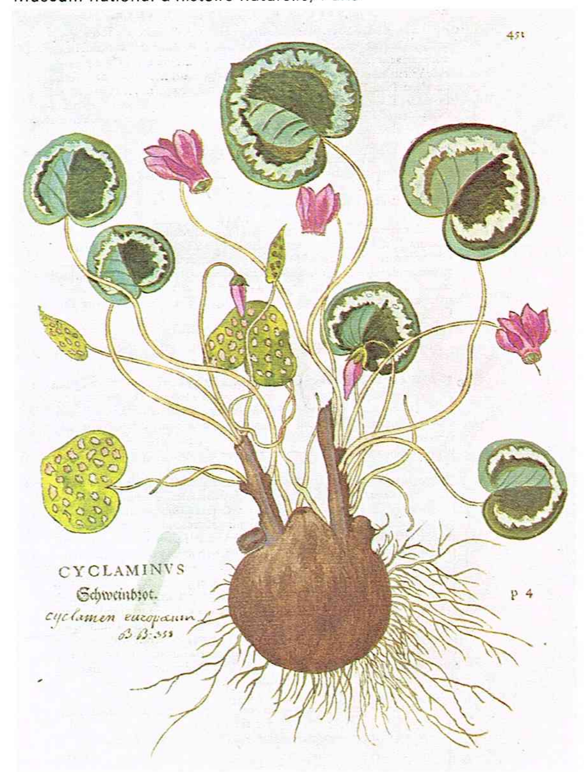
de Linné, il sut leur trouver des caractères fondés sur la structure florale, sans négliger nullement d'ailleurs l'appareil végétatif, et il ne craignit pas de s'en servir pour établir une classification pratique. Toutefois, en ce qui concerne l'établissement des groupes supérieurs, il accorda un peu trop d'importance aux caractères effectivement utiles de l'insertion des étamines (hypo-, épi- ou périgyne), importance qui lui paraissait révélée par la constance de ces caractères dans les familles naturelles bien délimitées. Il aboutit ainsi à la création de groupes plus ou moins artificiels.

A.-P. de Candolle (1778-1841) fut en France puis en Suisse le successeur le plus direct d'A.-L. de Jussieu.

Pour tous ces auteurs, la recherche de la méthode naturelle n'allait pas de pair avec celle du fondement matériel de la parenté. A vrai dire, Linné avait cherché à rendre compte de la ressemblance entre groupes en envisageant une origine naturelle des uns à partir des autres, par l'hybridation. Bien qu'il soit souvent considéré comme un parangon du fixisme, il faut tout au contraire voir en lui un des tout premiers savants à avoir réalisé que la reconnaissance d'une parenté naturelle *impliquait la recherche d'une* cause naturelle des ressemblances. *Là comme ailleurs, il apparaît comme un auteur résolument « moderne ». Jussieu ou Candolle, au contraire, ne se préoccupaient absolument pas du problème.*

La méthode naturelle triomphait, et, dans la perspective adansonienne, on allait faire intervenir de plus en plus de caractères dans la recherche des affinités, mais l'interprétation génétique de celles-ci n'était pas envisagée. Ainsi Robert Brown (1773-1858), John Lindley (1799-1865), George Bentham (1800-1884) et Joseph D. Hooker (1817-1911), grands descripteurs de groupes et d'espèces nouveaux et auteurs d'ouvrages généraux essentiels, ne se préoccupaient point de la question de façon

Muséum national d'histoire naturelle, Paris



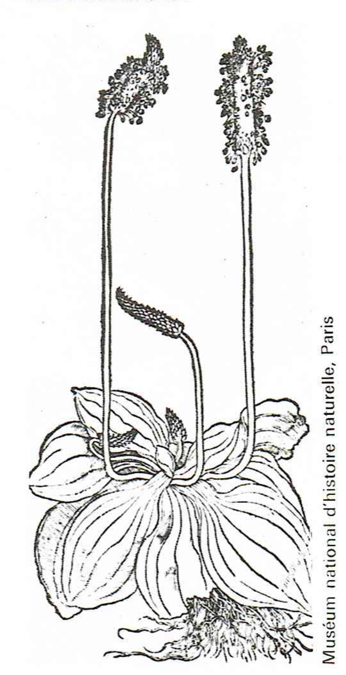
◀ ***En 1542, paraît le* De historia stirpium *de L. Fuchs qui contient de beaux dessins de plantes faits d'après nature, moins vivants pourtant que ceux de Weiditz. Certains exemplaires, tel celui-ci, étaient vendus coloriés par leur éditeur bâlois, M. Isengrin.***

Bibliothèque nationale - Snark International



◀ ***Le* Traité des simples, *de Platearius, ici en manuscrit, devait servir à la compilation de certains des premiers livres de botanique, à la fin du XV*e *siècle.***

Muséum national d'histoire naturelle, Paris



▼ ***Par les dessins d'H. Weiditz qu'elles contiennent, les* Herbarum vivae eicones *d'O. Brunfels (1530) marquent une date essentielle de l'histoire de l'illustration botanique.***

F. Arborio Mella



▲ *A. P. de Candolle, au début du siècle dernier, créa la morphologie des plantes à fleurs, répandit l'usage de la méthode naturelle et fut l'un des plus féconds descripteurs de taxons nouveaux.*

apparente, bien que Hooker fût un ami personnel de Darwin, et qu'il eût pris prudemment position en faveur du transformisme.

En vérité, le siècle se marque surtout par l'apport de matériel nouveau, dû aux voyages d'exploration. Ainsi, tandis qu'au milieu de sa vie, Linné connaissait un peu plus de huit mille cinq cents espèces végétales, Persoon, en 1807, pouvait inventorier vingt-six mille Phanérogames, et, tandis que, dans la première édition de son Nomenclator botanicus, *Steudel, en 1824, reconnaissait un peu moins de cinquante-six mille espèces au règne végétal tout entier, il trouvait soixante-dix-huit mille Phanérogames dans sa seconde édition, en 1844.*

La description des espèces nouvelles s'est poursuivie, et, actuellement, près de trois cent mille Phanérogames sont inventoriées. La liste en est donnée par un index général établi et mis constamment à jour aux Royal Botanic Gardens *de Kew, d'où son nom d'*Index Kewensis. *Il fut entrepris à l'initiative de Darwin. L'inventaire est encore loin d'être terminé.*

Phylogénie et botanique

L'idée d'évolution introduite par Darwin, malheureusement inextricablement mêlée à une théorie explicative qui était et demeure beaucoup plus hypothétique, ne pouvait manquer finalement d'influencer la botanique. Il fallait chercher à reconstituer l'histoire du monde végétal, c'est-à-dire à interpréter par des rapports génétiques les relations observées actuellement entre les groupes. Dans le cas des Angiospermes, la paléontologie ne fournit pratiquement aucun fossile qui éclaire leur origine et les rapports de parenté entre leurs divers groupes. La nouvelle science de la phylogénie *était donc réduite à une interprétation historique des résultats de l'étude des plantes actuelles.*

Celle-ci, fondée sur la comparaison des plantes grâce à une morphologie de plus en plus précise, avait conduit aux études typologiques. On s'était aperçu, déjà avec Linné, surtout avec Goethe (1749-1832) et Candolle, que des organes d'aspect différent pouvaient avoir la même signification, parce que des intermédiaires gradués existaient entre eux chez la même espèce ou des espèces voisines. Les deux organes étaient analogues *au sens de Geoffroy Saint-Hilaire ou de Turpin, ou, comme on dit aujourd'hui,* homologues.

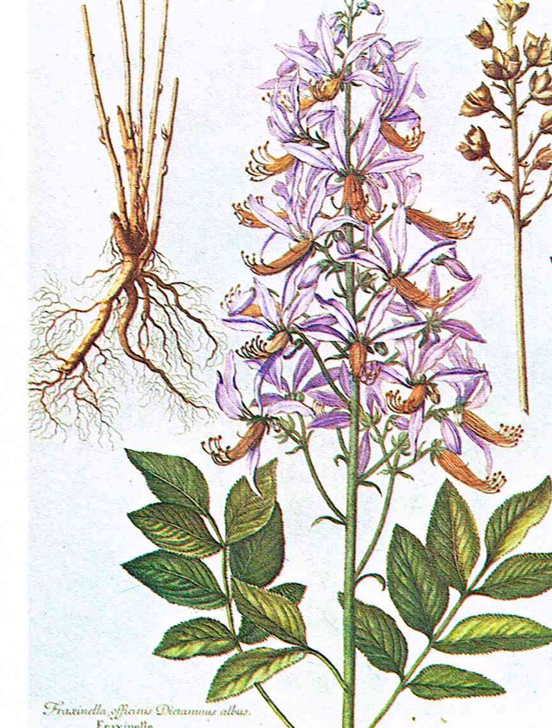
D'un point de vue métaphysique, comme disait Moquin-Tandon, les êtres membres d'un même groupe étaient « dérivés » du type de ce groupe. Il allait suffire aux évolutionnistes, à commencer par Darwin, de considérer que cette parenté jusque-là imagée était bien réelle. Comme il y avait plusieurs façons de comprendre les groupes et leurs types, on ne tarda pas à constater qu'il allait hélas y avoir plusieurs phylogénies possibles, et que la phylogénie ne pourrait en aucune façon trancher entre les possibilités issues de l'étude des Végétaux actuels, puisqu'elle n'en était elle-même que le reflet.

La taxonomie classique, lors même qu'elle n'était pas évolutionniste, cherchait à approfondir l'étude des plantes pour mieux saisir leurs rapports. L'état des connaissances où nous nous trouvons aujourd'hui ne doit donc pas être porté entièrement au crédit des théories évolutionnistes. Il est probable pourtant que le désir d'établir une phylogénie plus solide a été une incitation à chercher les rapports entre plantes d'une façon toujours plus approfondie.

C'est encore ce qui se passe de nos jours. Il ne faut pourtant pas manquer de souligner que la paléobotanique, dont Ad. Brongniart (1801-1876) fut en quelque sorte le Cuvier, a connu de beaux succès avec l'étude de groupes totalement disparus qui nous donnent, par exemple, une idée précise du mode de genèse des plantes

▶ *Durant la seconde moitié du XVII[e] siècle, l'Académie des sciences de Paris voulut préparer une grande* Histoire des plantes. *Seules trois cent dix-neuf magnifiques gravures virent le jour. Celle-ci, due à Abraham Bosse, appartient à une série d'épreuves coloriées de la bibliothèque du Muséum d'histoire naturelle.*

▶ *Linné, prince des botanistes, fit au début de sa carrière un voyage en Laponie et écrivit une* Flora lapponica. *Il est représenté vêtu d'un costume lapon sur ce portrait extrait du* Temple of Flora *(1799) de R. J. Thornton (à droite).*



Muséum national d'histoire naturelle, Paris



Muséum national d'histoire naturelle, Paris

vasculaires au Silurien et au Dévonien. Celles-ci nous révèlent l'existence, lors de l'évolution, de tendances générales qui vont pouvoir être appliquées raisonnablement à la reconstitution de la phylogénie de groupes pour lesquels aucun fossile n'est connu. C'est ce à quoi tend l'ensemble de concepts morphologiques que Zimmermann a précisés après Lignier et réunis sous le nom de théorie du télome.

La paléobotanique a aussi bel et bien pu éclairer directement l'évolution de quelques groupes modernes pour lesquels des fossiles étaient disponibles. C'est par exemple le cas de l'appareil reproducteur femelle des Conifères. Mais, même en présence de fossiles, les formes modernes, plus nombreuses et plus accessibles, doivent toujours être prises en considération, et bien souvent elles sont seules disponibles.

En étudiant les homologies entre formes modernes, Geoffroy Saint-Hilaire ou Candolle avaient été amenés à insister sur la notion d'organes rudimentaires, inutiles pour l'individu mais existant sous une forme fruste parce qu'ils se trouvaient dans le type plus complexe dont « dérivait » l'Animal ou la plante en question. Transposé sur le plan historique, cela devait conduire à la notion d'évolution régressive. Bien que la tendance à la complication soit très généralement admise encore dans beaucoup de cas par les évolutionnistes, il ne faut pas en effet négliger l'existence de structures qui ne sont simples que par simplification secondaire à partir d'ancêtres complexes. Elles sont, si l'on veut, surévoluées. C'est le cas, on le sait, de beaucoup de parasites ou de plantes aquatiques.

Mais, bien souvent, on hésitera entre l'interprétation d'une structure comme réellement primitive ou comme surévoluée.

La notion d'évolution régressive a rencontré un grand succès dans les pays anglo-saxons, qu'il s'agisse d'interpréter l'évolution des plantes à fleurs ou celle des Cryptogames. Dans le cas des premières, on se trouva ainsi dès la fin du siècle dernier en présence de deux grandes conceptions qui se partagent encore les botanistes, quoique fort inégalement. Ou bien, avec l'Américain C. E. Bessey (1845-1915) et la grande majorité des auteurs actuels, on interprétera les plantes arborescentes à fleurs simples (« Amentifères ») comme fort évoluées et simplifiées par rapport aux types à périanthe complexe et à étamines nombreuses que représentent les Magnoliacées ou les Renonculacées. Ou bien, avec l'Allemand A. Engler (1844-1930), on n'acceptera pas que la simplicité soit toujours secondaire et on pensera qu'une partie au moins des plantes à fleurs provient de plantes comparables aux « apétales » arborescentes à structure florale simple. Et on ne peut effectivement nier que, si des Magnoliales sont connues très anciennement, dès le Crétacé, les Fagacées, Bétulacées ou Salicacées sont tout aussi anciennes. On se trouve donc réduit là encore à l'étude des formes modernes pour reconstituer la phylogénie.

Si l'on reconnaît la primitivité de certaines structures simples, il ne faudrait pas d'un autre côté vouloir en faire dériver toutes les autres formes, et Engler ne tombait pas dans ce travers. Bien des théories modernes, au contraire, ont été proposées qui ne sont pas si prudentes : elles ne peuvent s'appuyer sur aucun fossile, et elles négligent les acquis solides de l'étude des formes actuelles.

Muséum national d'histoire naturelle, Paris

▲ **De bonne heure, l'homme a su domestiquer des plantes utiles à son alimentation. J. S. Kerner publia entre 1803 et 1815 un grand ouvrage sur le raisin.**

Phylogénie et anatomie

Dans la recherche de la parenté entre groupes, on a été amené à utiliser de plus en plus des caractères « anatomiques », c'est-à-dire, souvent, histologiques, et plus particulièrement la structure du bois, qui est fréquemment la seule partie utilisable des fossiles.

Beaucoup d'auteurs acceptent sans critique sérieuse les arguments fondés sur l'histologie du bois. Pourtant des Gymnospermes fossiles, là encore, sont très démonstratives et incitent à la prudence. On connaît des bois fossiles à structure proche de celle des bois d'Araucaria actuels, mais, pourtant, on a des raisons solides de penser qu'ils n'en sont point les ancêtres directs.

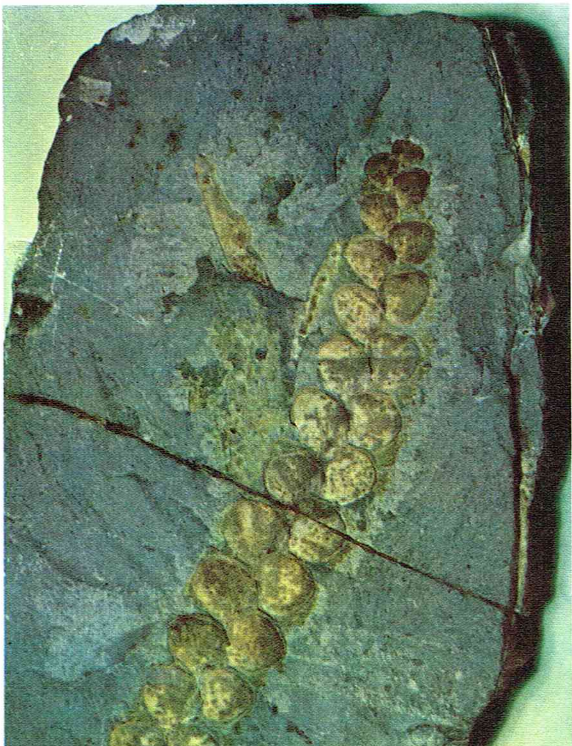
Il faut en fait insister sur deux précautions à prendre dans ce genre d'études : ne pas accorder hâtivement trop d'importance à l'histologie du bois, et ne pas considérer que l'existence de caractères très probablement primitifs chez une

▶ *Le bois s'est souvent fossilisé ; parfois des fûts entiers forment des forêts pétrifiées comme celle-ci photographiée en Arizona (U.S.A.). La connaissance de l'anatomie du bois permet la classification de ces restes.*

Inge Morath - Magnum

▼ *Les* Otozamites *et* Ptilophyllum *sont des Bennettitales, Gymnospermes fossiles de l'ère secondaire dont les structures reproductrices ont de superficielles analogies avec des fleurs d'Angiospermes.*

Bavestrelli, Bevilacqua, Prato



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

plante entraîne la primitivité de tous les autres. Il n'en est pas moins vrai que des corrélations solides existent dans bien des cas entre les degrés d'évolution des caractères, ce que Sporne en particulier s'est attaché à démontrer, mais, pour reprendre l'exemple du bois, on trouve des structures primitives chez des Gamopétales, par exemple.

La nouvelle systématique et la phylogénie

Certains des arbres généalogiques du passé étaient fondés déjà sur des arguments de type bien différent, en particulier celui de Carl Mez (1866-1944), publié vers 1925, qui s'appuyait en partie sur des arguments sérologiques et admettait le monophylétisme des plantes à fleurs, avec les Renonculacées proches de leur origine. Les méthodes sérologiques furent ensuite longtemps négligées mais connaissent à nouveau une certaine faveur : il s'agit de chercher si des anticorps préparés à partir des protéines d'une certaine plante vont réagir plus ou moins avec les protéines antigéniques issues d'une autre. Une parenté antigénique pourra être établie. Les nouvelles tentatives ne paraissent pas encore avoir permis de vue d'ensemble des plantes à fleurs ou des Angiospermes.

Le déchiffrement direct du code génétique des plantes est loin d'être envisageable. Et



comme le remarquait Heslop-Harrison, si même il l'était, il n'est pas sûr qu'il livrerait la clef des parentés, puisque les identités structurales entre groupes voisins au départ se sont naturellement obscurcies au cours de l'évolution. Toutefois le degré de différence des codes des divers organismes serait peut-être une mesure de leur parenté plus ou moins grande. C'est évidemment déjà le cas en ce qui concerne les ressemblances morphologiques ou autres, mais on peut penser que celles-ci n'expriment qu'une partie du code, et que sa connaissance totale sera plus instructive.

A défaut de pouvoir déchiffrer la structure de l'ADN tout entier, on a du moins cherché à comparer sa concentration par cellule, ou les rapports des concentrations des bases qui y sont contenues. Mais, surtout dans le cas des plantes supérieures, on a voulu comparer la structure d'une même protéine chez diverses plantes. C'est ainsi que les séquences d'acides aminés de la protéine du cytochrome C (hétéroprotéine impliquée dans le transfert des électrons lors de la respiration cellulaire) ont permis à Boulter et à ses collaborateurs (1972) de proposer une phylogénie raisonnable des espèces étudiées. Pour cela, les auteurs ont apprécié mathématiquement l'ordre dans lequel on doit placer leurs plantes pour que les structures les plus différentes soient les plus éloignées. Il faut évidemment admettre alors que la ressemblance ne résulte pas de surévolution ou de convergence : à quelque niveau qu'il se place, le phylogéniste sans fossiles rencontre toujours les mêmes problèmes, qui, dans ce cas, seraient plus ou moins cernables mathématiquement.

La chimiotaxonomie

On a aussi beaucoup développé l'étude chimique des constituants des plantes en tentant d'en utiliser les résultats pour l'appréciation des affinités, c'est-à-dire de faire de la chimiotaxonomie.

Là comme ailleurs, il faudra se méfier de convergences flagrantes : présence de nicotine chez les tabacs, mais aussi chez des Equisetum *(prêles), présence du même hétéroside cardiotonique, inconnu ailleurs, chez le muguet et la giroflée. Mais dans bien des cas, des problèmes particuliers ont pu être débrouillés grâce à des recherches chimiques : le genre* Helleborus *par exemple peut être caractérisé par la présence de bufadiénolides (substances proches des principes actifs des venins de crapauds), le genre* Pyrus *(poirier) possède de l'arbutine, tandis que le genre* Malus *(pommier) n'en possède pas, et cela est un argument pour leur séparation ; une certaine catégorie de pigments (bétacyanines) qu'elles possèdent en commun rapproche les Didiéréacées et les Cactacées des Centrospermales, comme des morphologistes l'avaient déjà pressenti. Mais l'absence de ces mêmes pigments chez les Caryophyllacées et les Molluginacées n'empêche pas qu'on doive les rapporter au même ordre des Centrospermales. Les alcaloïdes de la famille de la benzylisoquinoline caractérisent bien l'ensemble des Magnoliales et des Ranunculales, et leur présence chez les Rutacées et les Papavéracées est un argument pour le rapprochement de tous ces groupes. Mais les alcaloïdes en question se trouvent aussi dans des familles bien différentes : Aracées, Orchidacées, Euphorbiacées... Il s'en trouve également chez les Aristolochiacées dont le rapprochement avec les Magnoliales-Ranunculales a été proposé sur d'autres bases.*

Il est clair que les arguments chimiques ne peuvent intervenir que parmi d'autres. Pourtant Meeuse ou Bate-Smith se sont récemment fondés sur eux pour proposer de nouveaux systèmes des Angiospermes. Bate-Smith aboutit à l'idée d'un triphylétisme des Angiospermes, et les Magnoliales en particulier ne sont plus a source que d'une petite partie de ces plantes, l'essentiel des Angiospermes se partageant entre deux lignées issues des Hamamélidacées et des Dilléniacées. L'absence d'acide ellagique chez les plantes de la première lignée conduit à leur isolement. On peut évidemment se demander pourquoi une telle importance est attribuée à cet acide. Les Rutacées dont nous disions tout à l'heure la parenté possible avec les Renonculacées, ne se trouvent plus maintenant dans la même lignée, bien que le fondement de la classification soit chimique dans les deux cas !

La cytotaxonomie

Les idées évolutionnistes devaient aussi conduire à des préoccupations plus modestes mais à résultats plus tangibles. Les rapports entre bien des familles demeuraient pour beaucoup peu accessibles à l'expérience et même à

▶ *Les* Michelia, *voisins des magnolias, appartiennent aux Angiospermes qui semblent avoir conservé le plus de caractères primitifs. (K. L. Blume,* Flora Javae, *1828-1829.)*

Muséum national d'histoire naturelle, Paris





Muséum national d'histoire naturelle, Paris

▶ *Les* Loranthus *sont des plantes hémiparasites abondantes sous les tropiques. Leur famille n'est représentée en France que par deux espèces dont le gui. (K. L. Blume,* Flora Javae.)

l'observation. On se contentait à leur sujet de dispositions commodes mais assez artificielles. Néanmoins, puisque les espèces se modifiaient et que la biologie générale montrait comment, dans une certaine mesure, par apparition de mutations, on allait pouvoir au moins préciser les rapports entre espèces voisines, et non plus entre groupes plus ou moins éloignés. Parce que les différences étaient moins grandes, on pouvait espérer reconstituer en partie par l'expérience les transformations survenues chez les ancêtres d'espèces actuelles. Et puis rien n'empêchait d'espérer assister à la genèse spontanée d'espèces qui devaient bien naître encore de nos jours.

Ces attentes ont été réalisées. Toutefois il ne faudra pas se hâter d'extrapoler et d'admettre que les processus de la spéciation *ainsi mis en évidence fournissent l'explication de l'évolution tout entière. On a vu se former des espèces, mais non des groupes supérieurs nouveaux à organisation profondément neuve.*

Lorsque le rôle génétique des chromosomes fut connu, on fut tenté de leur accorder une grande importance comme critère de classification. Mais, pas plus que la fleur dans son ensemble, les chromosomes ne peuvent être considérés comme le support de caractères toujours décisifs. Ils fournissent simplement souvent des caractères utiles.

Leur nombre est le critère le plus facile à apprécier, et souvent des espèces ou des sous-espèces difficiles à distinguer morphologiquement vont avoir des nombres chromosomiques bien distincts : le polypode vulgaire comporte de nombreuses formes dont les rapports étaient obscurs ; on a pu les répartir en trois espèces qui possèdent 74, 148 ou 222 chromosomes.

Mais, fréquemment, des espèces extrêmement distinctes auront le même nombre chromosomique, ou bien une espèce unique montrera divers cytotypes *à nombres chromosomiques différents, mais absolument indistincts morphologiquement. Et ceux-là différeront soit parce que les uns ont deux ou quatre fois plus de chromosomes que les autres (polyploïdie), soit parce que certains ont quelques chromosomes seulement de plus (aneuploïdie).*

Assez souvent, quelques problèmes ont pu être résolus en montrant que certaines espèces proviennent de croisements entre espèces préexistantes dont les produits, d'abord stériles, ont acquis la fertilité par doublement de leur nombre chromosomique. Ces interprétations se vérifient directement par la synthèse *de l'espèce en question. De beaux exemples en ont été fournis chez les Fougères, les Labiées ou les Crucifères.*

Dans l'ensemble, cette cytotaxonomie (taxonomie à l'échelle de la cellule) a donc fourni sur les rapports entre espèces beaucoup de précisions de détail du plus grand intérêt à condition qu'elles soient confirmées par d'autres données. Elle permet aussi de se faire une idée de certaines relations entre groupes plus vastes, comme Ehrendorfer et ses collaborateurs l'ont montré dans le cas des familles de Magnoliales.

Elle a été associée à l'étude de l'écologie et de la biogéographie dès qu'on a trouvé que la différenciation des cytotypes était liée en partie à la diversification des milieux rencontrés par une plante qui se répand à partir d'un certain centre de dispersion. Cela vaut pour les polyploïdes, qui sont généralement plus résistants

Claude Nardin - Jacana

que les diploïdes et colonisent des régions où le climat est plus rigoureux. Entamés vers 1930 par G. Tischler et I. Manton, ces travaux cytologiques et biogéographiques furent poursuivis en particulier par l'école de C. Favarger à Neuchâtel.

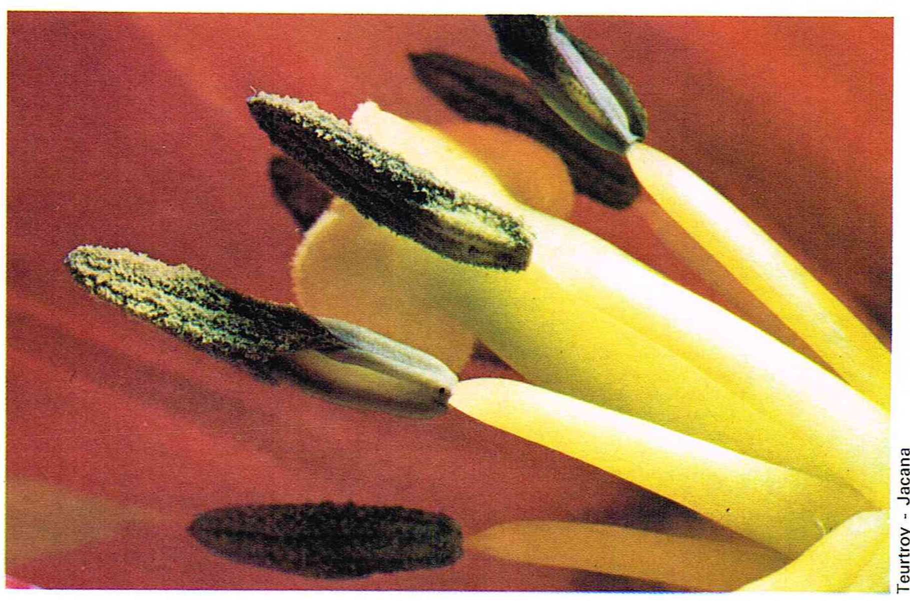
La palynologie

Parmi les autres orientations de la taxonomie moderne, on doit signaler la grande importance prise par les recherches morphologiques concernant les pollens et les spores. La substance de la paroi externe de ces éléments, ou sporopollénine, étant l'une des plus résistantes qui soient formées par les êtres vivants, les paléobotanistes ont cherché à utiliser les pollens et les spores qui sont souvent les seuls restes dont ils puissent disposer. Partant de là, on s'est avisé que l'étude des pollens pouvait servir à la recherche d'affinités entre les plantes actuelles. Dans la période contemporaine, la morphologie du pollen a été très étudiée, alors que la morphologie végétale en général tombait plus ou moins en désuétude. Là encore, il n'y a pas lieu d'accorder au critère pollinique d'importance particulière, son originalité essentielle étant d'être difficile à voir. Ainsi, il a permis récemment de distinguer deux genres d'Annonacées. L'auteur qui a procédé à cette révision signale qu'il existe en faveur de cette séparation des arguments de morphologie florale. Il faut bien voir que ceux-ci, à eux seuls, auraient pu suffire. L'étude des carpelles ou des feuilles, si délaissée actuellement, aurait peut-être pu apporter également d'autres critères tout aussi respectables, et bien plus accessibles.

Dans d'autres cas, la palynologie a effectivement été précieuse. L'existence d'un pollen à un seul sillon, de type monocotylédonoïde, chez les Nymphéacées proprement dites est intéressante en ce qui concerne la phylogénie des Monocotylédones. Au contraire, le Nelumbo (lotus), classiquement rangé parmi les Nymphéacées, possède un pollen à trois pores, de type dicotylédonoïde. Phytochimiquement, d'ailleurs, le Nelumbo est la seule Nymphéacée à ressembler aux Polycarpiques par la possession d'alcaloïdes à benzylisoquinoline. La distinction d'une famille des Nélumbacées peut donc parfaitement être envisagée. Des différences morphologiques importantes la justifient aussi : seul parmi les Nymphéacées, Nelumbo n'a pas d'albumen ni de périsperme, et son embryon est particulièrement volumineux.

▲ *Le* **Caltha palustris** *est une Renonculacée très polymorphe et à nombre chromosomique très variable, sans qu'on puisse définir des taxons bien nets parmi toutes ces formes.*

▼ *L'étamine de tulipe s'ouvre par deux sillons longitudinaux, le pollen qui s'échappe pourra germer sur le stigmate sessile tout proche.*



Teurtroy - Jacana

Physiologie et taxonomie

Tandis que la taxonomie se modernisait, la physiologie végétale, en liaison avec la biochimie, connaissait un essor remarquable, et apparaît maintenant le problème de son application taxonomique. Il est inévitable que la taxonomie bénéficie de l'apport de la physiologie comparée, encore peu développée en ce qui concerne le monde végétal.

*Ici se pose la question de l'utilisation des caractères adaptatifs, qui vont sans doute être particulièrement nombreux en physiologie. A vrai dire, il en est de même en chimiotaxonomie, et Hegnauer souligne par exemple que la possession de substances toxiques par des plantes sans lien taxonomique direct s'explique par une adaptation commune à la défense contre les prédateurs. De la même façon, après la découverte d'une nouvelle voie biochimique de la photosynthèse (cycle de Hatch et Slack), il ne faut pas trop se hâter de fonder des espoirs taxonomiques sur l'étude de sa répartition. Cette voie se rencontre chez des Graminées et des Cypéracées, familles qu'on a par ailleurs des raisons, contestables, de rapprocher, mais elle se trouve aussi chez des Amarantacées, Chénopodiacées, Nyctaginacées, Euphorbiacées, Zygophyllacées et Composées, qui n'ont point de rapports entre elles. C'est une aptitude biochimique générale qui s'est révélée, en liaison probablement avec des facteurs climatiques. Pourtant on a fait remarquer récemment que, chez les Euphorbiacées, seul un sous-genre d'*Euphorbia *possède cette particularité, de même seul le genre* Pectis *chez les Composées; parmi les* Panicum *(Graminées) enfin, quelques espèces seulement n'ont* pas *cette aptitude, et devront probablement être exclues du genre. Ainsi la physiologie comparée pourra-t-elle servir à la taxonomie à condition d'être utilisée avec la même prudence que les autres méthodes.*

La taxonomie numérique

L'ensemble de la taxonomie moderne met en œuvre le principe adansonien : étudier les plantes sous tous leurs aspects pour définir des groupements qu'on caractérisera d'après leurs traits saillants. Sans doute, il ne faut pas accorder a priori *une importance à un caractère quel qu'il soit, même s'il ne peut être étudié qu'avec des techniques très complexes. Mais cela ne signifie pas que tous les caractères doivent être mis indéfiniment sur le même plan. C'est qu'en effet, certains d'entre eux conditionnent la présence même de la structure qui portera les autres. Ainsi la possession d'une tige, qui va de pair avec celle de feuilles, est indispensable pour qu'existent des fleurs, et tous les caractères révélés par des fleurs ne peuvent exister sans tiges. Dans ces conditions, il est licite de former avec le caractère* présence de tige *(et de feuilles nécessairement) un groupe de rang supérieur à ceux qui seront fondés sur la présence ou l'absence de fleurs, ou, ces fleurs existant, la présence ou l'absence de pétales. Ainsi des Cormophytes comprendront-elles à la fois les Bryophytes et les Ptéridophytes qui n'ont pas de fleurs, et les plantes à fleurs et graines. L'existence de ce groupe est d'autant mieux établie que les structures reproductrices sont étroitement comparables, au niveau cytologique, même si elles semblent disparates à première vue. L'importance d'un caractère pourra être soupçonnée par son degré de généralité parmi l'ensemble des êtres : le caractère* possession de tige *s'applique à plus de Végétaux que le caractère* possession de pétales, *sa supériorité par rapport à un autre se vérifiant alors s'il est la condition nécessaire à l'existence de cet autre caractère. Ainsi le caractère* présence de chlorophylle *est plus répandu encore que le caractère* présence de tige, *mais il ne conditionne nullement le second. Un groupe réunissant les Cormophytes et les Algues du fait de la présence commune de chlorophylle paraît alors peu indiqué.*

Si les caractères sont de plus en plus nombreux, leur manipulation va devenir longue et fastidieuse. Aussi a-t-on cherché à utiliser des machines calculatrices pour mesurer le degré de ressemblance entre plusieurs plantes envisagées à beaucoup de points de vue. Quoi qu'on en ait dit, Adanson ne peut être considéré comme le précurseur d'une pareille méthode numérique; Lamarck, au contraire, eut l'idée de calculs de ce genre, mais n'en réalisa pas. Il ne faut pas, là encore, accorder de confiance aveugle aux résultats de ces techniques. A vrai dire, les caractères utilisés sont ceux du taxonomiste ordinaire, et la machine ne sert qu'à leur comparaison plus rigoureuse.

Le choix des caractères utilisés et l'importance qu'on doit leur attribuer restent fondamentaux, et la machine n'est souvent d'aucun secours pour ce travail préliminaire. Elle pourra déterminer le degré de fréquence d'un caractère parmi l'ensemble des Végétaux étudiés, mais le second critère mentionné ci-dessous : importance d'un caractère fondée sur le fait qu'il est condition nécessaire de l'existence possible des autres, ne pourra l'être que par le taxonomiste.

De plus, si l'on veut obtenir une classification phylogénique, il faudra éviter de choisir des caractères adaptatifs susceptibles d'être apparus dans plusieurs lignées indépendantes. Peut-être des études numériques préalables portant sur des Végétaux variés du même milieu permettraient-elles de définir rigoureusement les caractères qui ne doivent pas être utilisés pour la recherche d'un système phylogénique. Il ne semble pas qu'on se soit beaucoup préoccupé de la question.

C'est qu'en effet, le but des travaux menés grâce à ces méthodes n'est pas toujours très clair. Les résultats en sont souvent présentés sous forme d'un « dendrogramme » qui ressemble beaucoup à un arbre généalogique, mais n'en est un que si les caractères avec lesquels il a été établi ont été soigneusement choisis. Sinon les rapprochements seront purement phénétiques *(fondés sur l'apparence actuelle), et parfois le mâle et la femelle d'une espèce dioïque ne figureront pas dans le même groupe! Si, par exemple, on faisait entrer dans la préparation d'un de ces diagrammes les caractères* port arborescent, feuilles découpées, présence de poils, etc., *par opposition à leur absence, on voit bien qu'on créerait des rapprochements entre des Végétaux très divers que nul ne songe à placer dans le même groupe naturel. Mêlés à des traits plus révélateurs de la parenté, ces caractères, dûment exploités mathématiquement, tendront à l'obscurcir. C'est dire que les méthodes numériques ne peuvent guère s'appliquer qu'à des groupes déjà assez bien compris, sur lesquels le chercheur est assez bien renseigné pour choisir à bon escient ses caractères.*


Muséum national d'histoire naturelle, Paris

▲ *L'Hyphaene thebaica,* ***palmier du nord-est de l'Afrique, est ramifié dichotomiquement, fait exceptionnel chez les Phanérogames.*** ***(K. F. P. von Martius,*** **Historia naturalis palmarum,** ***1823-1850.)***

Il faut rappeler que ces méthodes ont été appliquées d'abord aux Bactéries dont la classification est souvent notablement artificielle. Les Bactéries sont fréquemment rapprochées d'après de simples aptitudes enzymatiques communes, qui ont bien des chances d'être apparues en maints endroits lors de l'évolution. La phylogénie n'était pas la préoccupation des fondateurs de la taxonomie numérique, au premier rang desquels on doit placer R. Sokal et P.H.A. Sneath. En somme, les différents critères « modernes » n'ont pas révolutionné la taxonomie, ils l'ont simplement affinée de-ci de-là. Il est bien évident que la taxonomie classique doit s'adresser à des structures macroscopiques convenablement étudiées, de manière à s'assurer qu'elles sont bien homologues et que la ressemblance entre elles n'est pas due au hasard des convergences superficielles. Mais, cela étant acquis, le degré de parenté que l'identité de structures compliquées comme un gynécée, une fleur, une inflorescence de type remarquable révèle entre deux Végétaux,

F. Arborio Mella



▲ *A. W. Eichler (1839-1887) étudia la morphologie de l'appareil reproducteur de l'ensemble des Phanérogames. Il travailla aussi à la systématique des plantes du Brésil.*

Page ci-contre :
▶ *Chez plusieurs Cactées, comme ici le* Selenicereus grandiflorus, *les fleurs ne durent qu'une nuit. Dans un souci de précision, l'auteur de cette gravure a situé la plante dans un décor nocturne. On remarquera l'horloge indiquant minuit. (R. J. Thornton,* Temple of Flora.)

est certainement plus profond que celui qui ne se marque que par l'aptitude à synthétiser une seule substance chimique. D'innombrables gènes doivent être nécessaires à la réalisation d'une inflorescence de Borraginacée, et la probabilité est d'autant plus faible qu'un pareil ensemble ait pu apparaître par pur hasard dans des groupes sans lien direct. Au contraire, si une ou deux enzymes seulement sont nécessaires pour produire une certaine substance, il est à craindre qu'elles ne soient apparues ici et là, et leur présence ne révèle pas de vraie parenté. La présence d'une voie métabolique complexe identique dans deux Végétaux est évidemment déjà plus probante, comme l'affirme Hegnauer.

Au total, on peut dire avec Stafleu que bien des développements modernes ne font que rendre hommage à la qualité essentielle de la taxonomie classique.

C'est pourquoi l'étude simplement morphologique garde toujours un rôle fondamental en taxonomie, même si elle doit souvent être précisée par d'autres méthodes. Elle est le premier moyen d'approche, par lequel on doit aborder l'étude d'une flore peu connue, pour en faire assez rapidement un inventaire assez précis. L'étude de la fleur, nous l'avons dit, y joue un rôle essentiel, et, en 1875-1878, A. W. Eichler (1839-1887) publia une revue générale des structures florales et inflorescentielles dans l'ensemble des plantes à graines. Dans ces Blüthendiagramme, *il systématisa l'utilisation des diagrammes dont l'invention semble due à Candolle. L'ouvrage d'Eichler est encore la bible du morphologiste. Mais il ne faut pas oublier que la morphologie s'est complétée récemment d'une micromorphologie permise par l'introduction du microscope électronique à balayage, qui, par l'examen qu'il permet de détails très ténus sans qu'il soit besoin de coupes, mènera sans doute à des développements utiles, quoique assez limités pour l'instant. Enfin, la morphologie est étroitement dépendante de l'anatomie, et spécialement de l'anatomie florale, comme on le verra plus bas.*

La nomenclature

La poursuite de l'inventaire de la végétation a conduit à la multiplication des familles, genres, espèces, sous-espèces, variétés et groupes supérieurs et inférieurs, en un mot des différents taxons. *Si la création de la nomenclature binaire avait beaucoup allégé la nomenclature des espèces, elle ne réglait pas le problème de la synonymie. Beaucoup de plantes ont reçu depuis toujours des noms divers très nombreux. Au début du XVIIe siècle déjà, Gaspard Bauhin publia un index synonymique de tous ces noms, le* Pinax theatri botanici *(1623), qui est la clef de toute la littérature botanique ancienne, puisque Linné de son côté cite toujours Bauhin lorsqu'il parle d'une plante connue de ce dernier. Après la parution du* Species plantarum *de Linné (1753), l'usage de la nomenclature binaire se répandit, mais les noms linnéens ne furent pas toujours adoptés, et beaucoup d'espèces se trouvèrent vite posséder plusieurs noms binaires. On se mit d'accord assez récemment pour uniformiser la nomenclature en appliquant un* Code international de nomenclature botanique *fondé sur le principe de priorité. C'est le premier nom attribué à une plante à un certain rang (espèce, variété) qui doit être conservé.*

BOTANIQUE GÉNÉRALE ET TAXONOMIE

L'étude de ce que les plantes ont en commun entre elles conditionne évidemment la compréhension des caractères particuliers qui permettent de les classer. Mais cette étude ne doit être examinée que maintenant car elle resta longtemps bien moins en honneur que la taxonomie, et c'est ce qui explique en partie que cette dernière soit demeurée et demeure encore bien imparfaite.

Il n'est pas surprenant que deux des grands découvreurs en matière de botanique générale, Linné et Candolle, aient été aussi deux des plus grands systématiciens, qui cherchaient par là à affermir les bases de leurs descriptions et de leurs comparaisons. Mais la botanique générale dut aussi beaucoup à des savants qui ne se préoccupaient pas de décrire systématiquement le monde vivant et étaient déjà des morphologistes, des anatomistes ou des physiologistes.

Morphologie, anatomie, ontogénie

On trouve chez Théophraste ou dans le traité pseudo-aristotélicien De plantis *des réflexions sur la constitution des plantes en général. Il est compréhensible que l'idée de les comparer aux autres êtres vivants dans leurs fonctions vitales et dans leur structure que nous dirions aujourd'hui cellulaire ou tissulaire soit déjà venue à l'esprit des Anciens.*

Après l'introduction du microscope, les études concernant l'anatomie furent menées de pair au XVIIe siècle par Marcello Malpighi (1628-1694) et Nehemiah Grew (1628-1711).

La compréhension de la morphologie d'ensemble d'une plante à fleurs commença à se préciser chez Linné. Bien que celui-ci adoptât les vues théoriques erronées de Césalpin, au sujet de la naissance des feuilles et des bourgeons, il fut le premier à concevoir ce qu'on nomme maintenant la théorie de la métamorphose : *la plante est formée d'une tige qui porte des appendices (phyllomes), et ceux-ci, depuis les cotylédons jusqu'aux carpelles, sont identiques « dans le principe ». En particulier, les pièces florales ne sont pas essentiellement distinctes des feuilles en lesquelles elles peuvent se transformer tératologiquement, même lorsqu'elles sont normalement méconnaissables et unies en un gynécée. La fleur est donc une sorte de bourgeon particulier dont certaines pièces foliaires sont sexualisées.*

Les vues de Linné, souvent citées, ne furent pas comprises et leur influence fut nulle sur le cours de la morphologie, sauf peut-être pour inspirer Goethe. Celui-ci publia en 1790 son célèbre Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären *(Essai d'expliquer la métamorphose des plantes). Le terme de métamorphose est pris là au sens de développement, et la « théorie de la métamorphose » au sens usuel sert à l'explication du mode de réalisation de ce développement. Goethe n'était pas un botaniste de profession, et certaines de ses explications manquent peut-être un peu de clarté. Pourtant il a parfaitement compris la signification des calices ou corolles à pièces soudées, ou des gynécées pluricarpellés.*

Candolle, dans sa Théorie élémentaire de la botanique *de 1813, cherchait à préciser les*

Muséum national d'histoire naturelle, Paris



descriptions morphologiques en vue d'une meilleure systématique et était parvenu à l'idée de pièces multivalentes par soudure de pièces simples, ainsi qu'à la notion d'avortement chez certaines espèces de pièces présentes dans le type du groupe. Mais c'est, semble-t-il, seulement après avoir lu Goethe qu'il comprit l'identité des pièces végétatives et florales, et c'est lui qui, dans son Organographie végétale, en 1827, assura l'expansion de cette découverte. Un rôle comparable fut joué par A. Braun (1805-1877) dans les pays de langue allemande, et la théorie acquit droit de cité dans le domaine de la botanique et est magnifiquement illustrée actuellement par l'œuvre de W. Troll et de ses élèves.

Diverses discussions eurent lieu qui ne mettaient pas en cause la théorie goethéenne du Végétal, qui, dans sa forme la plus classique, reçut une confirmation remarquable avec le travail de Ph. Van Tieghem (1839-1914) sur la Structure du pistil et l'anatomie comparée de la fleur (1871). L'utilisation de l'anatomie vasculaire date de cette époque et est toujours fort importante. Par ailleurs, les études tératologiques furent poursuivies par L. J. Celakovsky (1834-1902), mais à son époque, malheureusement, l'intérêt de telles études commençait à échapper à la plupart des botanistes. Ce discrédit très regrettable s'est prolongé jusqu'à une période récente ; leur intérêt, qui a été souligné en France par P. Gavaudan et ses élèves (Dupuy, Guédès), commence à être reconnu à nouveau ailleurs.

Dès la fin du XIXe siècle pourtant, quelques auteurs mirent en doute la conception goethéenne du Végétal dans son ensemble. On commençait à parler d'organes de nature sui generis ou de formations de nature intermédiaire entre tige et feuille. Ces vues ne connurent guère de succès et furent surtout le fait d'auteurs peu compétents en morphologie. Des tentatives récentes du même genre sont tout aussi contestables.

▶ **Les auricules sont un groupe de primevères fort prisées en horticulture. Par un effet de perspective, elles revêtent ici un aspect démesuré. (R. J. Thornton, Temple of Flora.)**

Muséum national d'histoire naturelle, Paris

Si l'anatomie de la fleur avait beaucoup servi à asseoir l'interprétation générale du Végétal, la connaissance de l'anatomie de l'appareil végétatif allait aussi faire de grands progrès au siècle dernier, en particulier avec C. W. Naegeli (1817-1891) et Van Tieghem, puis avec A. de Barry (1831-1888), H. Solereder (1860-1920) et bien d'autres. On a déjà évoqué son intérêt taxonomique, sur lequel J. Vesque (1848-1895) insistait aussi spécialement. Au début de ce siècle, la compréhension des relations entre la structure anatomique de la racine et de la tige fut illuminée par la théorie de l'évolution vasculaire de G. Chauveaud (1859-1933), et cela avait un grand intérêt pour la reconstitution de la phylogénie des plantes vasculaires. L'étude de l'histologie du bois a été spécialement poussée dans une perspective phylogénique. C. F. Brisseau-Mirbel (1776-1854) avait déjà vu que le vaisseau n'est qu'une suite de cellules à parois communes perforées. La présence ou l'absence de vaisseaux ligneux vrais ainsi continus, la disposition sur les parois longitudinales et transversales des perforations et des ponctuations (qui les amincissent mais ne les perforent pas), la longueur des cellules des vaisseaux, l'obliquité de leurs parois communes allaient être autant de critères phylogéniques, pour Van Tieghem déjà, mais surtout pour I. W. Bailey (1884-1967) et ses continuateurs.

A un niveau plus global il reste beaucoup à faire en anatomie. L'étude du parcours des faisceaux libéro-ligneux primaires de la tige, qui mérite mieux le nom d'étude anatomique que l'examen histologique habituellement qualifié d'anatomie par les botanistes, avait été délaissée depuis près d'un siècle, mais, il y a une dizaine d'années, on s'est aperçu des lacunes de nos connaissances en ce domaine et de l'intérêt taxonomique de ces recherches.

Cytologie. Bactériologie

Les études microscopiques poursuivies sur les plantes avaient occupé une grande place au début du XIXe siècle, et le nom de Schleiden est associé à celui de Théodore Schwann lorsqu'il s'agit de chercher l'origine de la théorie cellulaire.

Plus tard, c'est chez des plantes qu'E. Stasburger (1844-1912) étudia la division des cellules et montra l'individualisation des chromosomes.

Du point de vue phylogénique, une intéressante hypothèse a fait revivre la théorie des symbiotes de Paul Portier (1901) : il se pourrait que les inclusions cytoplasmiques, mitochondries et plastes, proviennent d'organismes procaryotes devenus symbiotes obligatoires des cellules vivantes. La découverte d'acides nucléiques comparables à ceux des Bactéries dans les mitochondries et les plastes apporte un argument en faveur de ces vues. Le caractère pour ainsi dire parasite des organites plastidiaux et mitochondriaux n'est peut-être pas vraiment obligatoire puisqu'on serait parvenu à obtenir leur multiplication in vitro.

Reproduction. Génétique

L'étude de la reproduction des Végétaux commence avec l'établissement de la sexualité des plantes à fleurs par Grew, Camerarius, Vaillant, Bradley et quelques autres à la fin du

XVIIe siècle et au début du XVIIIe, puis par Linné qui réalisa un intéressant travail expérimental sur ce sujet en 1760. Le début du XIXe siècle voit, avec Amici et Brongniart, l'étude de la germination du pollen, mais Schleiden égare la science en soutenant que l'extrémité du tube pollinique est la seule source de l'embryon. Mirbel, pourtant, qui, en 1828-29, avait bien étudié la morphologie de l'ovule, postule en 1833 que cet embryon provient de la fusion d'un « utricule » (cellule) mâle et d'un utricule femelle.

Le développement de l'œuf des plantes à fleurs est étudié par Hanstein dès 1870. Il se révèle varié, et de nombreux auteurs s'attachent à le décrire. Mais c'est surtout R. Souèges (1876-1967) qui réalise un examen systématique du développement embryonnaire. Il peut ainsi établir un système « embryonomique » qui peut fournir des données pour l'appréciation des rapports entre les groupes.

A côté du développement de l'embryon, le mode de réalisation des structures reproductrices mâles et femelles fournit aussi d'intéressants critères taxonomiques, en particulier aux mains de P. Maheshwari (1904-1966) et ses nombreux élèves.

Mais, avant même que les processus cytologiques de la fécondation fussent compris, W. Hofmeister (1824-1877) sut réaliser, dès 1851, une synthèse remarquable des différents types de cycles de développement chez les Végétaux cryptogames et phanérogames. Il montra l'existence générale et l'importance matérielle très variable du gamétophyte, qui produit les gamètes. Hofmeister sut comprendre que le grain de pollen et le sac embryonnaire de la plante à fleurs correspondent ainsi au prothalle de la Fougère ou à la tige feuillée de la Mousse, et il fallait certainement, comme le remarque le professeur J.-F. Leroy, « une rare perspicacité et une belle assurance » pour homologuer ces structures dès 1851.

C'est grâce à une expérimentation portant sur des plantes que les lois de l'hérédité furent découvertes d'abord par Mendel (1865) dans un travail génial mais, il faut, hélas ! le dire, inutile puisqu'il n'eut alors aucun écho.

L'idée de Mendel était de faire appel à des éléments matériels présents dans les cellules sexuelles, mais dont il ne pouvait évidemment préciser la nature, pour expliquer la transmission des caractères héréditaires.

Les lois de Mendel furent redécouvertes par d'autres botanistes qui ne lui devaient rien, H. de Vries (1848-1935), C. Correns (1864-1933) et E. Tschermak (1871-1962) en 1899-1900. A cette époque, la connaissance des chromosomes allait bientôt permettre de trouver le support matériel des éléments inventés par Mendel, mais il ne faut pas oublier que, dès 1885, le rôle héréditaire de la substance nucléaire (« nucléine ») avait été envisagé et qu'il était admis par le zoologiste Wilson en 1896.

Découverte grâce à des Végétaux, la génétique progressa surtout ensuite, dans les mains de T. H. Morgan, grâce à l'utilisation de la drosophile. Mais son autre volet essentiel fut représenté par l'étude génétique du maïs, parmi les spécialistes duquel on doit citer Barbara Mc Clintock. Les travaux de génétique végétale sont évidemment du plus grand intérêt en vue de l'amélioration des plantes utiles, et tout spécialement des céréales.

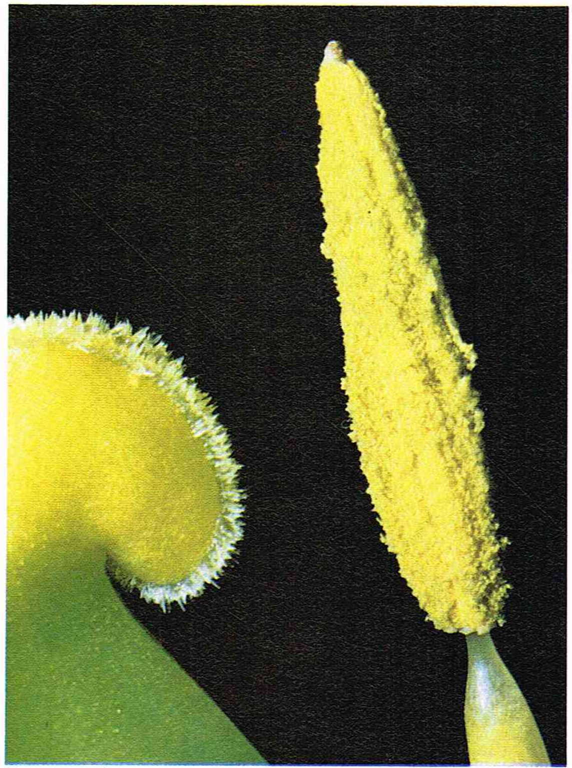
BIOGÉOGRAPHIE. ÉCOLOGIE. GÉNÉCOLOGIE

La description de la végétation préoccupait déjà les Anciens, et Théophraste en particulier. Au XVIe siècle, on indique toujours le territoire géographique occupé par les espèces, donc leur répartition biogéographique, et le type de station où elles vivent, donc leur répartition écologique.

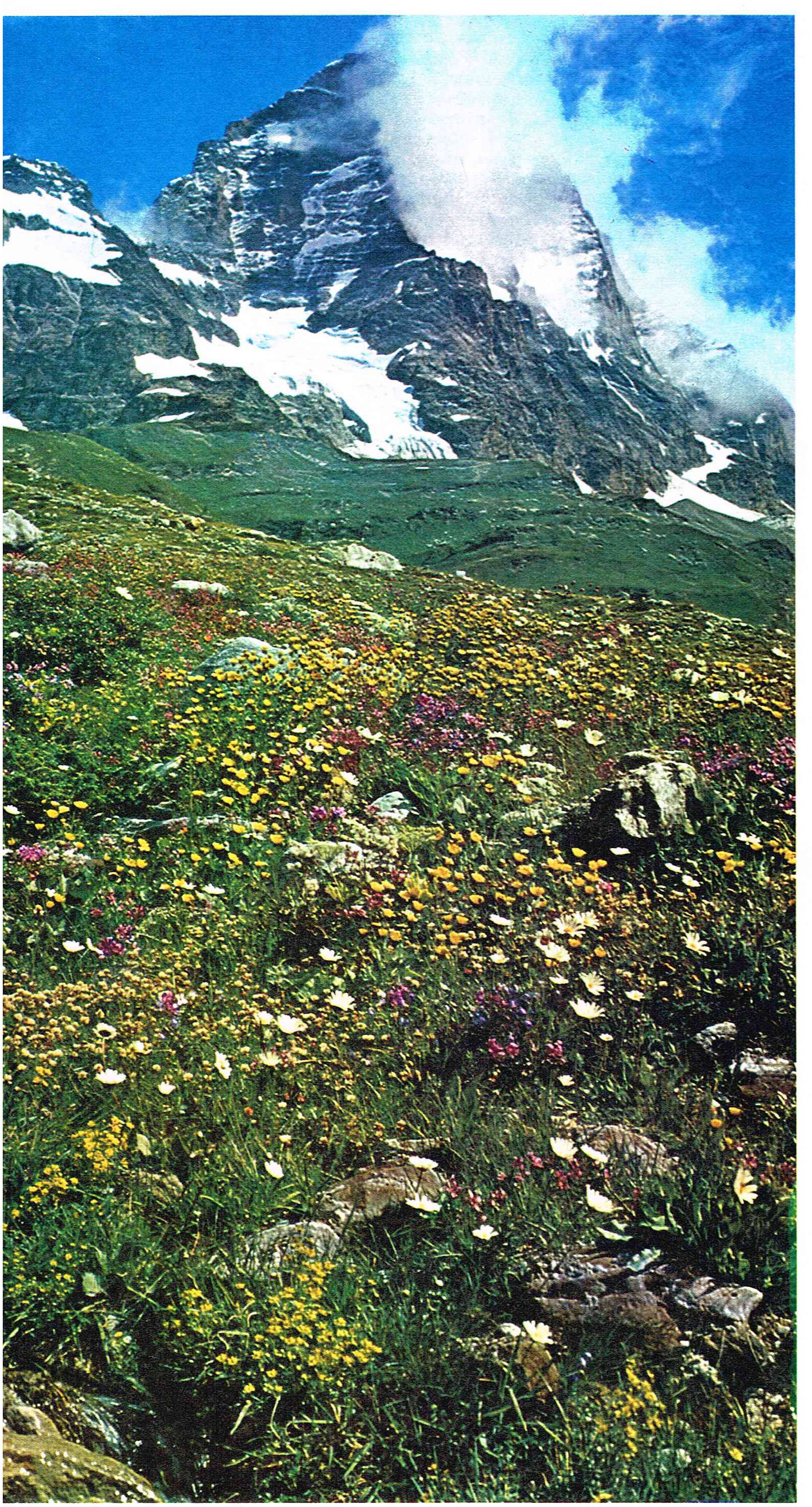
Teurtroy - Jacana

▲ Le tube pollinique de la tulipe commence à se développer. Il permettra l'arrivée des noyaux reproducteurs jusqu'au sac embryonnaire de l'ovule qui, ainsi fécondé, pourra devenir une graine.

▶ L'étamine a un filet aminci à son sommet, qui se loge dans un puits formé par la base de l'anthère.



Teurtroy - Jacana


Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

De pareils renseignements sont donnés aussi par Linné, qui s'applique même à trouver certains caractères propres aux plantes de chacune des parties du monde.

Plus généralement, Linné cherche à étudier l'harmonie qui existe entre les êtres vivants et leur milieu et entre ces êtres eux-mêmes. Il étudie la « police de la nature ». Il fait de l'écologie générale. Mais pour lui, il s'agit de découvrir le mode de fonctionnement du monde mis en place par le Créateur. Contrairement à ce que soutenait récemment Limoges en rééditant des textes linnéens sur ces sujets, il n'y a pas lieu de refuser à ces préoccupations le qualificatif d'écologique parce que l'écologie n'y est pas envisagée comme beaucoup le font actuellement.

Avec Chambers ou Darwin, la biogéographie va devenir un argument essentiel pour la conception évolutionniste; les particularités de la répartition géographique des êtres s'expliqueront au mieux s'il est admis qu'un lien génétique existe entre eux. De plus, Darwin va faire jouer à l'écologie un rôle créateur, puisque le tri qui s'effectuera par sélection naturelle, sous l'effet de la « pression » des conditions écologiques, sera responsable des modifications évolutives des êtres. Pour le néo-darwinien, ce sont les mutations qui expliqueront la variabilité, et la manière dont celles-ci apparaissent, se transmettent et réalisent des phénotypes qui sont sélectionnés par le milieu, sera l'objet de la génécologie *(génétique écologique). Cette science sera alors la clef de l'évolution.*

Mais, bien que l'adaptation des espèces à leur milieu ne soit pas douteuse, il n'est guère niable non plus, comme des botanistes tels qu'A. Cronquist l'ont récemment encore maintenu, que beaucoup de caractères, ceux, justement, qui sont utiles au taxonomiste, semblent ne posséder aucune valeur adaptative. Ils se sont modifiés pourtant au cours des temps. Il semblerait donc bien surprenant que l'écologie puisse servir à expliquer toute l'évolution, même si elle joue un grand rôle dans la spéciation. De toute manière, l'étude des relations écologiques entre les êtres et leurs milieux reste respectable, quelque opinion que l'on ait sur le rôle évolutif de l'écologie. De la même façon, encore actuellement, un fixiste pourrait parfaitement être un excellent anatomiste, physiologiste et même paléontologiste. D'ailleurs, lès créateurs de l'écologie moderne, E. Warming ou Ch. Flahault (1852-1935), n'avaient pas de préoccupations évolutionnistes.

A l'heure actuelle, les études de biogéographie ont aussi connu un regain d'intérêt avec la démonstration définitive du phénomène de dérive des continents. Cette nouvelle certitude permet d'envisager la solution de problèmes biogéographiques qui paraissaient désespérés.

Par ailleurs, il faut mentionner l'existence d'un ensemble de travaux purement descriptifs consacrés à l'analyse de la végétation. En Suisse et en France, on s'est orienté avec J. Braun-Blanquet vers la phytosociologie. *Des groupements de plantes ont été considérés comme des associations immuables, fort nombreuses et pour lesquelles on a créé une volumineuse nomenclature latine. D'autres, comme A. Gleason et P. Jovet, ont adopté des systèmes descriptifs beaucoup plus souples, conscients qu'ils étaient des intermédiaires innombrables entre groupements végétaux, dont les variations écologiques*

rendent justement compte. Des auteurs américains comme Whittaker ont cherché à fondre la souplesse et la rigueur en mathématisant la description des intermédiaires qui forment un « continuum ».

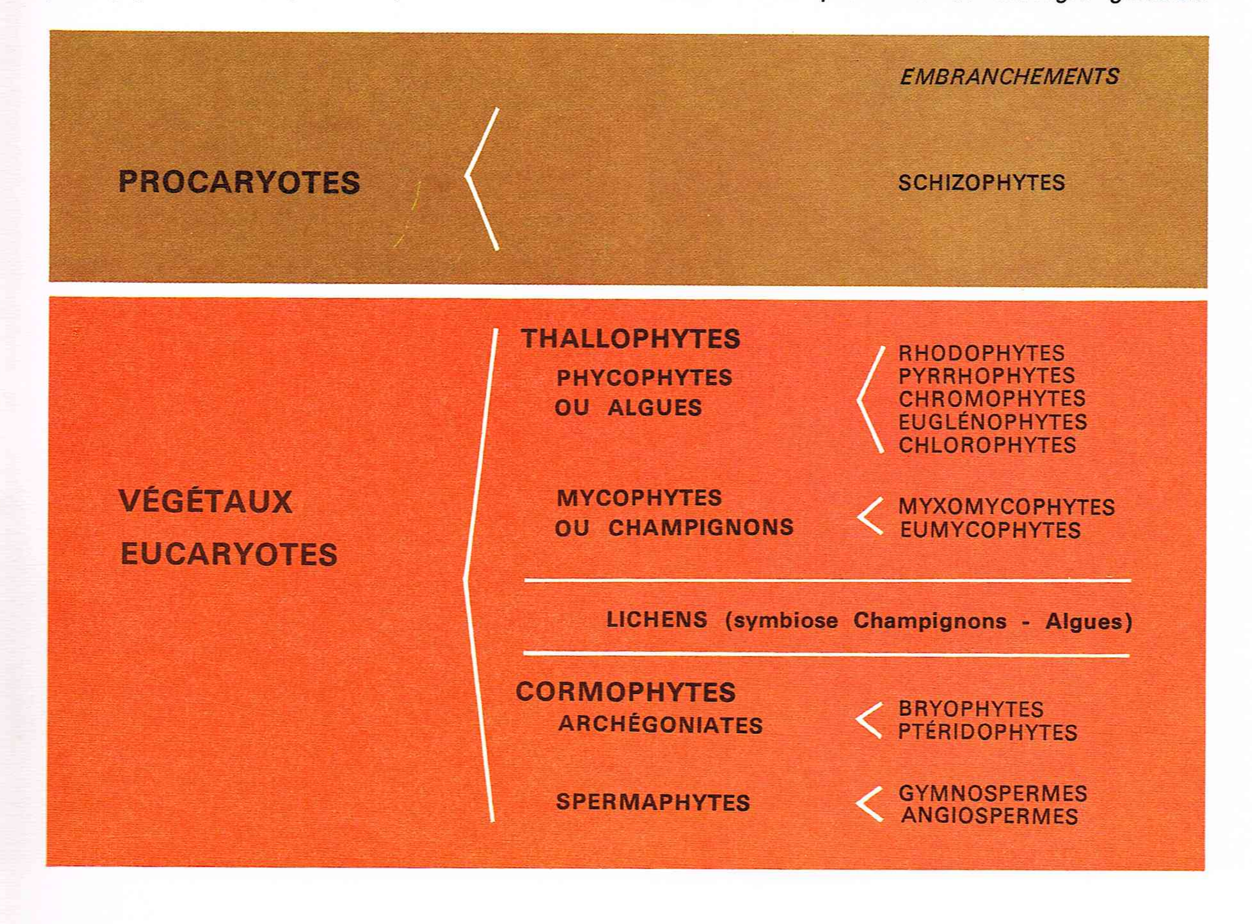
Les études de biologie florale *peuvent être considérées comme un aspect de l'écologie. La sexualité des plantes à fleurs étant bien connue, il était normal qu'on s'interroge sur les modalités de la fécondation de l'ovaire par le pollen. C. K. Sprengel (1750-1816) expliqua en 1793 comment la structure des fleurs est en relation étroite avec le mode de transport de leur pollen par le vent ou par les Insectes sur une autre fleur de la même espèce. En effet, très généralement, une fécondation croisée est de règle ; la fleur, quoique hermaphrodite, ne se féconde pas elle-même. Les travaux de biologie florale consisteront à mettre en évidence les adaptations des fleurs à l'utilisation des Insectes ou des autres Animaux pollinisateurs, ou bien encore des agents physiques assurant aussi la pollinisation. Ils seront très actifs à la fin du XIXe siècle avec H. Müller (1829-1883) ou P. Knuth, et G. Bonnier y prendra part. Darwin leur trouvera un grand intérêt évolutionniste : la fécondation croisée fournit des produits plus résistants, les dispositifs qui la permettent sont favorisés par la sélection, c'est ce qui explique leur succès. De longues études seront consacrées par Darwin à ces questions, chez les orchidées notamment.*

Après un moment d'éclipse, la biologie florale connaît un regain d'intérêt, parallèle à l'essor de la génécologie, en particulier aux États-Unis avec V. Grant. De plus, par l'étude de la coévolution des plantes et de leurs pollinisateurs, on a voulu rendre compte de la progression des formes dans les deux règnes au cours des temps géologiques : les plantes primitives étaient pollinisées par de petits Coléoptères, qui s'attaquaient à leurs organes, elles durent former des structures protectrices pour leurs ovules, et c'est l'origine de l'angiospermie. Bien plus tard apparurent, par exemple, des fleurs à long tube gamopétale en relation avec l'existence à ce moment de papillons à longue trompe susceptibles d'aller recueillir le nectar au fond du tube sans y pénétrer. Quoi qu'on pense des rapports de cause à effet entre les deux évolutions, le parallélisme entre celle des Insectes et celle des fleurs, tel qu'il a été souligné par E. E. Leppik à maintes reprises, semble effectivement digne d'un certain intérêt.

TABLEAU GÉNÉRAL DU RÈGNE VÉGÉTAL

Tandis que le tableau de Whittaker visait à établir des relations entre les types d'organisations tels qu'ils s'observent actuellement en fonction de leur complexité et de leur parenté, relations qui sont forcément buissonnantes, un ordre linéaire doit obligatoirement être suivi dans un livre. Le tableau reproduit ici résume celui que l'on a adopté. Les caractères essentiels des divisions sont exposés dans la première partie de cette introduction. On remarquera que le tableau comporte une division qui ne correspond pas à un véritable groupement systématique, mais rassemble des associations symbiotiques entre Champignons et Algues vertes ou Cyanophycées (Lichens). En principe, il serait plus normal de faire figurer les constituants de ces organismes complexes dans leurs groupes respectifs, mais l'association qu'ils forment, dont l'étude est d'ailleurs un problème de biologie générale

Page ci-contre : ◀ Dans les montagnes, au-dessus de la forêt, débute l'étage alpin où seules vivent des Phanérogames de petites tailles. Plus haut encore, la végétation se réduit à des Cryptogames.



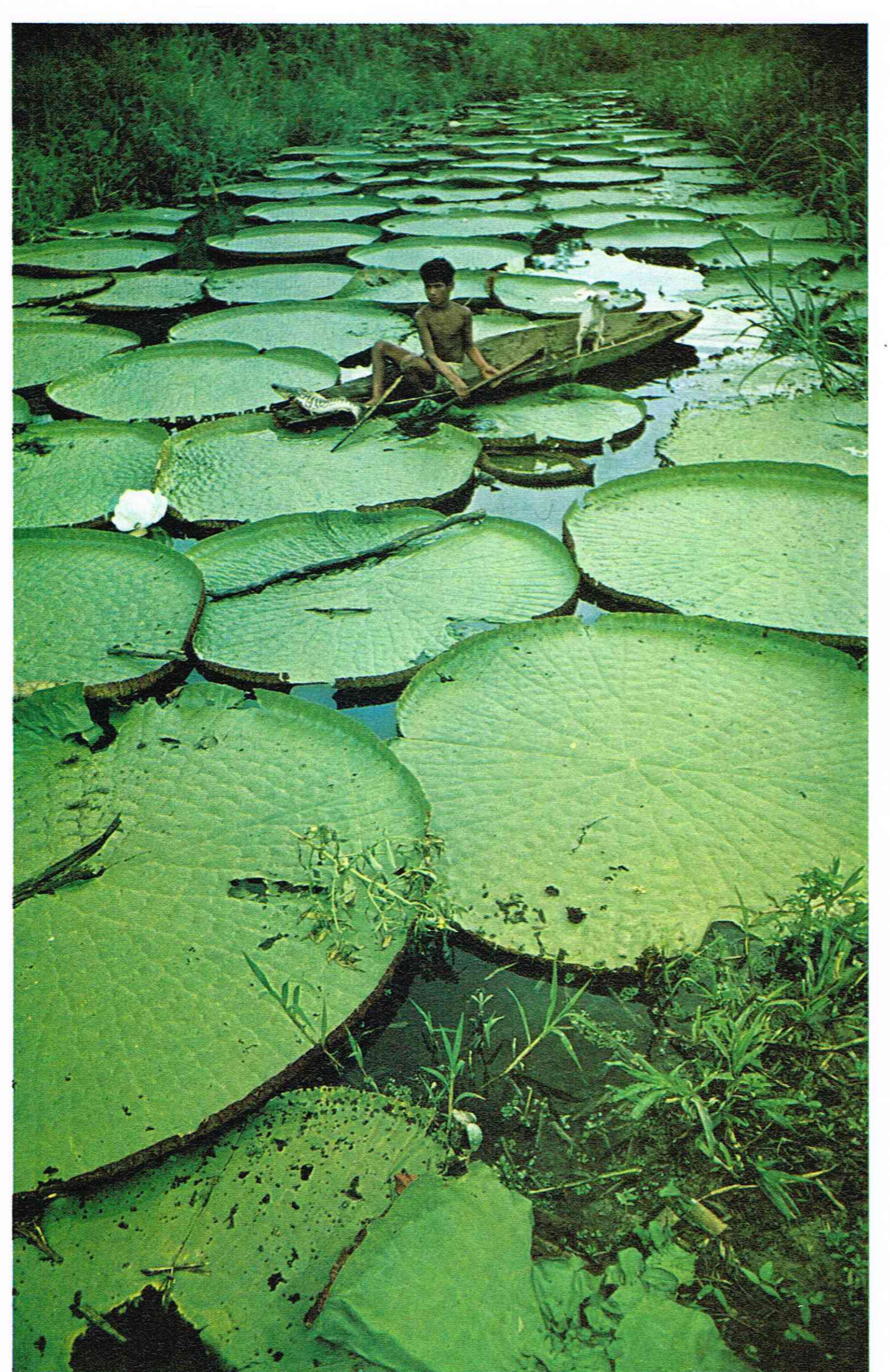
fort intéressant, présente une morphologie caractéristique, qui dépend du Champignon dans le cas des Lichens : il y a des Peltigera *dont l'Algue est une Algue verte, d'autres dont elle est une Cyanophycée. D'autre part, l'étude détaillée des deux symbiotes est loin d'avoir toujours été faite. L'usage est donc de traiter ces associations comme des êtres simples et de les nommer de la même façon.*

Parmi tous les groupes de ce tableau, les Spermaphytes sont de loin le plus important. Leur importance est due à l'existence des Angiospermes, qui sont le grand succès de l'évolution végétale et renferment près de 300 000 espèces. Le groupe le plus nombreux est ensuite celui des Champignons, mais il ne doit pas dépasser 60 000 espèces.

Pourtant, on doit terminer modestement en faisant sentir la relative pauvreté du monde végétal par rapport au monde animal. La zoologie, comme le soulignait Lameere, égale au moins dix fois la botanique. Et effectivement, les seuls Coléoptères sont certainement plus nombreux que l'ensemble des plantes à fleurs !

Michel Guédès.

▼ ***Les* Victoria *sont des Nymphéacées d'Amérique tropicale à gigantesques feuilles peltées qui peuvent atteindre jusqu'à 2 m de diamètre. Leur face inférieure est parcourue par un réseau de nervures qui retient l'air assurant ainsi la flottaison.***



Bruno Barbey - Magnum

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

ARBER A., *Herbals, their Origin and Evolution,* Cambridge, 1938 (réimpr. 1953). - AUGIER J., *les Unités naturelles du monde végétal,* Paris, 1942. - BIDAULT M., *Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs,* Paris, 1971. - CRONQUIST A., *The Evolution and Classification of Flowering Plants,* Londres, 1968 ; On the Relationships between Taxonomy and Evolution. *Taxon,* 18, 1969, 167-187. - DAUDIN H., *De Linné à Jussieu,* Paris, 1926. - DAVIS P. H. et HEYWOOD V., *Principles of Angiosperm Taxonomy,* Édimbourg, 1963. - *ENGLERS, Syllabus der Pflanzenfamilien,* 12e éd. 2 vol. Berlin, 1954-1963. - GRANT V., *The Origin of Adaptations,* New York, 1953 ; *Plant Speciation,* New York, 1971. - GROSSHEIM A.A., *Review of Modern Systems of Flowering Plants* (en russe), Tbilisi, 1966. - GUÉDÈS M., la Méthode taxonomique d'Adanson, *Rev. Hist. Sc.,* 20, 1967, 361-386 ; la Théorie de la métamorphose en morphologie végétale. Des origines à Goethe et Batsch, *ibid.,* 22, 1969, 323-362 ; A. P. de Candolle et P. J. F. Turpin, *ibid.,* 25, 1972, 252-270 ; la Métamorphose et l'idée d'évolution chez Alex. Braun, *Episteme,* 7, 1973, 32-51 ; le Botaniste Lamarck, *Colloque international Lamarck,* Paris, 1971, 47-85, 261-262. - GUINOCHET M., *Logique et dynamique du peuplement végétal,* Paris, 1955 ; *Phytosociologie,* Paris, 1973. - HEGNAUER R., Pflanzenstoff und Pflanzensystematik. *Naturwissenschaften,* 58, 1971, 585-598. - HESLOP-HARRISON J., *New Concepts in Flowering Plant Taxonomy,* Londres, 1953. - HEYWOOD V.H., *Plant Taxonomy,* Londres, 1967. - HUGHES A., *A History of Cytology,* Londres, 1959. - JESSEN K. F. W., *Botanik der Gegenwart und Vorzeit,* Leipzig, 1864 (réimpr. Waltham, 1948). - LAWRENCE G. H. M., *Taxonomy of Vascular Plants,* New York, 1951 (nelle éd. en prép.). - LEROY J. F., la Botanique et la Physiologie végétale, dans R. Taton, éd. *Histoire générale des sciences, la science moderne,* 679-697, 2e éd., 1969 (avec Ad. Davy de Virville) ; *la Science contemporaine, le XIXe siècle,* 426-441, 451-468, 1961 ; *id., le XXe siècle,* 735-795, 1964, Paris ; *Histoire de la notion de sexe chez les plantes,* Paris, 1959 ; *Darwin,* Paris, 1965. - LINDMAN C.A.M., Carl von Linné als botanischer Forscher und Schriftsteller. In *Carl von Linné's Bedeutung als Naturforscher und Artzt,* Iéna, 1909, IV-188 p. (réimpr. Wiesbaden, 1968). - MAGDEFRAU K., *Geschichte der Botanik,* Stuttgart, 1973. - MÖBIUS M., *Geschichte der Botanik,* Iéna, 1937 (réimpr. Stuttgart, 1968). - OLBY R.C., *Origins of Mendelism,* Londres, 1966. - ROBERTS H. F., *Plant Hybridization before Mendel,* Princeton, 1929. SACHS J., *Histoire de la botanique,* trad. par H. de Varigny, Paris, 1892. - SCHWANITZ F., *Die Evolution der Kulturpflanzen,* Munich, 1967. - SPORNE K. R., *The Mysterious Origin of Flowering Plants,* Oxford, 1971. - STAFLEU F. A., *Linnaeus and the Linneans,* Utrecht, 1971. - STEBBINS G. L., *Variation and Evolution in Plants,* New York, 1950. - TAKHTAJAN A., *Flowering Plants, Origin and Dispersal,* Édimbourg, 1969.

LES SCHIZOPHYTES

Les Schizophytes ou Procaryotes comprennent les Algues bleues ou *Cyanophycées*, organismes avec chlorophylle a, et les *Bactéries* sans chlorophylle ou à chlorophylle particulière (bactériochlorophylle) ne produisant pas d'oxygène lors de la photosynthèse.

Ces organismes présentent avec les Eucaryotes (Algues, Champignons, Protozoaires) des différences structurales fondamentales que nous allons préciser.

— Chez les Eucaryotes, le noyau est entouré d'une membrane et renferme plusieurs chromosomes qui sont nettement visibles dans la cellule végétative au cours de la mitose ou de la méiose. En revanche, les images classiques mitotiques ou méiotiques n'existent pas chez les Procaryotes dont le matériel nucléaire n'est pas entouré de membrane. Un unique chromosome correspond chez les Procaryotes à un seul groupe de liaison des gènes. L'ADN (acide désoxyribonucléique) y est lié à des polyamines et non à des histones, ce qui est le cas pour les Eucaryotes.

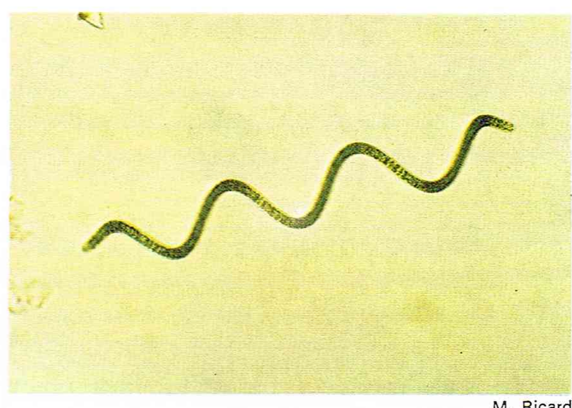
— La respiration est assurée chez les Eucaryotes par les mitochondries, alors que cette fonction est remplie par des mésosomes et la membrane cytoplasmique chez les Procaryotes.

— La photosynthèse est localisée pour les Eucaryotes au niveau des chloroplastes tandis que chez les Procaryotes elle s'effectue au niveau des chromatophores (organites lamellaires, vésiculaires ou tubulaires).

— Les flagelles des Eucaryotes ont une constitution complexe à neuf paires de fibrilles périphériques et une paire axiale. Ce qui est sans équivalent chez les Procaryotes.

— La paroi cellulaire des Procaryotes est constituée, au moins en partie, d'un complexe mucopeptidique contenant des D acides aminés et de l'acide diaminopimélique (ou de la L-lysine). Ce complexe est détruit par le lysozyme (enzyme abondante dans le blanc d'œuf, les larmes, etc.) et sa synthèse est inhibée par la pénicilline. Rien de tel chez les Eucaryotes dont les parois sont composées de cellulose, de chitine, de mannanes ou de pectines.

— Des stérols entrent dans la composition de toutes les membranes internes des Eucaryotes mais sont le plus souvent absents chez les Procaryotes.



M. Ricard

◀ **Oscillatoria platensis.** ***Cette Cyanophycée pousse en abondance dans le lac Tchad. On tente de la cultiver à des fins alimentaires.***

	Embranchements	*Classes*	*Réserves*
PROCARYOTES	Schizophytes	Bactéries	
		Cyanophycées	*Amylopectine (proche du glycogène)*
ALGUES EUCARYOTES	**Rhodophytes**	Rhodophycées	*Amidon floridéen (proche du glycogène)*
	Pyrrhophytes	Cryptophycées Dinophycées	*Amidon extraplastidial*
	Chromophytes	Chrysophycées Diatomophycées Phéophycées Xanthophycées Raphidophycées	*Laminarine ou Chrysolaminarine (polysaccharide)*
	Euglénophytes	Euglénophycées	*Paramylon extraplastidial polysaccharide proche de la laminarine*
	Chlorophytes	Chlorophycées Prasinophycées Zygophycées Charophycées	*Amidon intraplastidial*

Légende : Biliprotéides (rouge) — Chlorophylle A (vert) — Chlorophylle B (bleu) — Chlorophylle C D E (orange)

BACTÉRIES

Deux caractères séparent les Bactéries des Cyanophycées : 1° absence de chlorophylle a; 2° absence de pigments biliprotéides hydrosolubles : phycoérythrine rouge et phycocyanine bleue.

Les Bactéries ou Schizomycètes sont des organismes typiquement unicellulaires. Les cellules de petites tailles, parfois ultramicroscopiques, sont fréquemment mobiles et possèdent un ou plusieurs noyaux de type procaryote dépourvus de membrane nucléaire. Certaines espèces sont chlorophylliennes. La multiplication se fait, dans la plupart des cas, par simple fission transversale, ou, rarement, par bourgeonnement.

Morphologie

Les cellules bactériennes sont de petites dimensions, de 0,1-0,25 μ *(Rickettsia)*, jusqu'à 20-50 μ *(Spirillum)*. Elles présentent des formes et des modes de groupement variés. Ainsi les cellules arrondies ou coques peuvent être isolées *(Micrococcus)*, associées en paires ou diplocoques *(Pneumococcus)*, en chaînettes *(Streptococcus)*, en amas cubiques *(Sarcina)*, en amas irréguliers *(Staphylococcus)*. La forme en bâtonnet est également très répandue (*Bacillus, Lactobacillus,* Entérobactériacées). Les bâtonnets peuvent être droits *(Bacillus, Clostridium)*, incurvés *(Vibrio)* ou spiralés *(Spirillum)*.

Certaines Bactéries comme les Spirochètes sont déformables et nagent dans le milieu environnant. Cependant des cellules peuvent rester associées après la division cellulaire et s'intégrer dans des structures plus ou moins complexes. Ainsi les Bactéries à trichomes sont des filaments dont les cellules demeurent groupées dans une gaine commune. Certaines sont très voisines des Cyanophycées. Chez les Actinomycètes s'édifie un véritable mycélium dont la structure et la complexité rappellent celles du mycélium des Champignons. D'autres Bactéries ont perdu au cours de l'évolution la faculté de synthétiser une paroi. La cellule est alors très petite et sans forme bien définie *(Mycoplasma)*. Enfin certaines Bactéries ont des morphologies très curieuses : Bactéries bourgeonnantes *(Hyphomicrobium* et *Rhodomicrobium)*, Bactéries pédonculées *(Caulobacter)*; d'autres sont de très grandes dimensions *(Caryophanon, Achromatium)*. Cependant la morphologie des Bactéries est trop simple pour que l'on puisse identifier toutes les souches bactériennes à l'aide d'un simple examen microscopique à l'état frais. C'est pourquoi des bactériologistes ont mis au point des techniques de coloration qui facilitent cette identification. Dans la technique de Gram, on colore les cellules bactériennes tuées et fixées sur la préparation avec un colorant basique, le violet de gentiane, puis du lugol (iode en solution dans l'iodure de potassium). La différenciation se fait ensuite en lavant la préparation à l'alcool. Les Bactéries qui se décolorent sont dénommées Gram négatives (on les recolore en rose avec de la fuchsine diluée), tandis que celles dites Gram positives restent violettes. Cette propriété est liée à la constitution de la paroi. Ainsi les Bacillacées sont Gram positives, les Entérobactériacées sont Gram négatives, et, parmi les Bactéries pathogènes Gram positives, on trouve les staphylocoques, streptocoques, entérocoques (streptocoques fécaux), pneumocoques, le bacille de la diphtérie, la bactérie du charbon, le bacille botulique, le bacille du tétanos, le bacille de la lèpre, le bacille de Koch. En revanche, les méningocoques (méningites), gonocoques (blennorragie), *Brucella* (fièvre de Malte), *Pasteurella* (peste, tularémie), *Salmonella* (typhoïde et paratyphoïde), *Shigella* (dysenterie), vibrion cholérique (choléra), *Hemophilus* (responsable d'infections secondaires post-grippales), bacille pyocyanique (septicémie), colibacilles (infections urinaires) sont Gram négatifs.

La coloration de Ziehl-Neelsen, ou acido-résistance, caractérise les mycobactéries. On colore les cellules tuées et fixées sur la préparation avec de la fuchsine à chaud. On fait agir de l'alcool, puis un acide minéral concentré (nitrique ou sulfurique) comme agent de décoloration. A la fin, le bleu de méthylène recolore en bleu les cellules non acido-résistantes (la plupart des Bactéries), tandis que les mycobactéries apparaissent teintées en rose.

Structure de la cellule bactérienne

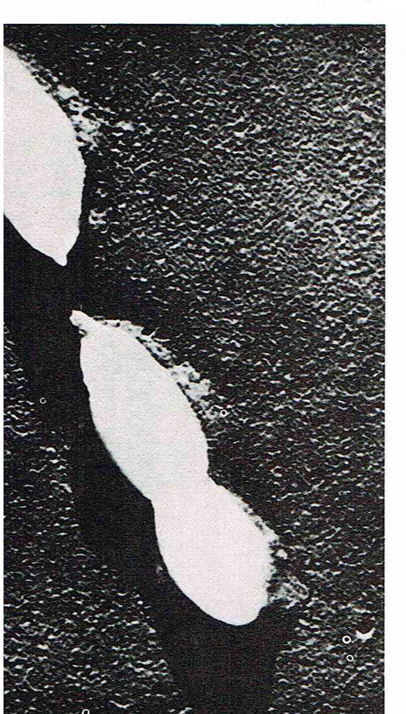
Les divers éléments constituant la cellule bactérienne peuvent être rangés en deux catégories : — les éléments permanents : paroi (sauf chez les *Mycoplasma*), membrane cytoplasmique, noyau, ribosomes. Les éléments facultatifs : chromatophores, granules de réserve, flagelles, *fimbriae* et *pili* (poils sexuels), capsules.

La composition chimique d'une cellule bactérienne est variée. Il y a 75 à 85 % d'eau. Les principales substances minérales sont le phosphore, le soufre et le fer. Il y a des traces de zinc et de divers oligo-éléments (Cu, Co, K, Na, etc.). En poids sec, on trouve 35 à 75 % de protéines, 10 à 30 % de glucides (surtout dans la paroi) et 15 à 25 % d'acides nucléiques.

La paroi est en relation intime avec la membrane cytoplasmique. Elle représente environ 20 % du poids sec de la cellule. Sa structure est très complexe et varie selon les Bactéries. En règle générale, la paroi des Bactéries Gram négatives est plus complexe que celle des Gram positives. Le composant essentiel de la paroi bactérienne est le mucocomplexe (muréine ou mucopeptide). C'est un polymère qui comprend des sucres aminés, des acides aminés L, des acides aminés D (D-alanine, D-acide glutamique). Ce mucopeptide est détruit par le lysozyme qui fait donc éclater les Bactéries. La pénicilline bloque la synthèse de ce polymère. A ce mucopeptide qui constitue la trame de la paroi, se surajoutent des composants complexes que nous énumérons rapidement : acides teichoïques (polyols phosphates provenant de la polymérisation, selon les espèces, du ribitol ou du glycérol) ; polysaccharides ; protéines ; lipides. Les Bactéries Gram positives sont pauvres en lipides (sauf les mycobactéries). Au contraire, chez les Gram négatives, les lipides peuvent s'associer aux polysaccharides et constituer des lipopolysaccharides, comme les endotoxines des bacilles Gram négatifs.

Le rôle de la paroi bactérienne est important car celle-ci protège la cellule contre les changements éventuels de pression osmotique du milieu ambiant et contrôle la forme et la rigidité cellulaire. Les cellules Gram positives peuvent être facilement débarrassées expérimentalement de leur paroi (lysozyme, pénicilline) ; on obtient alors des protoplastes sphériques. Dans ce cas, les cellules sont très sensibles au choc osmotique, mais leur métabolisme reste intact.

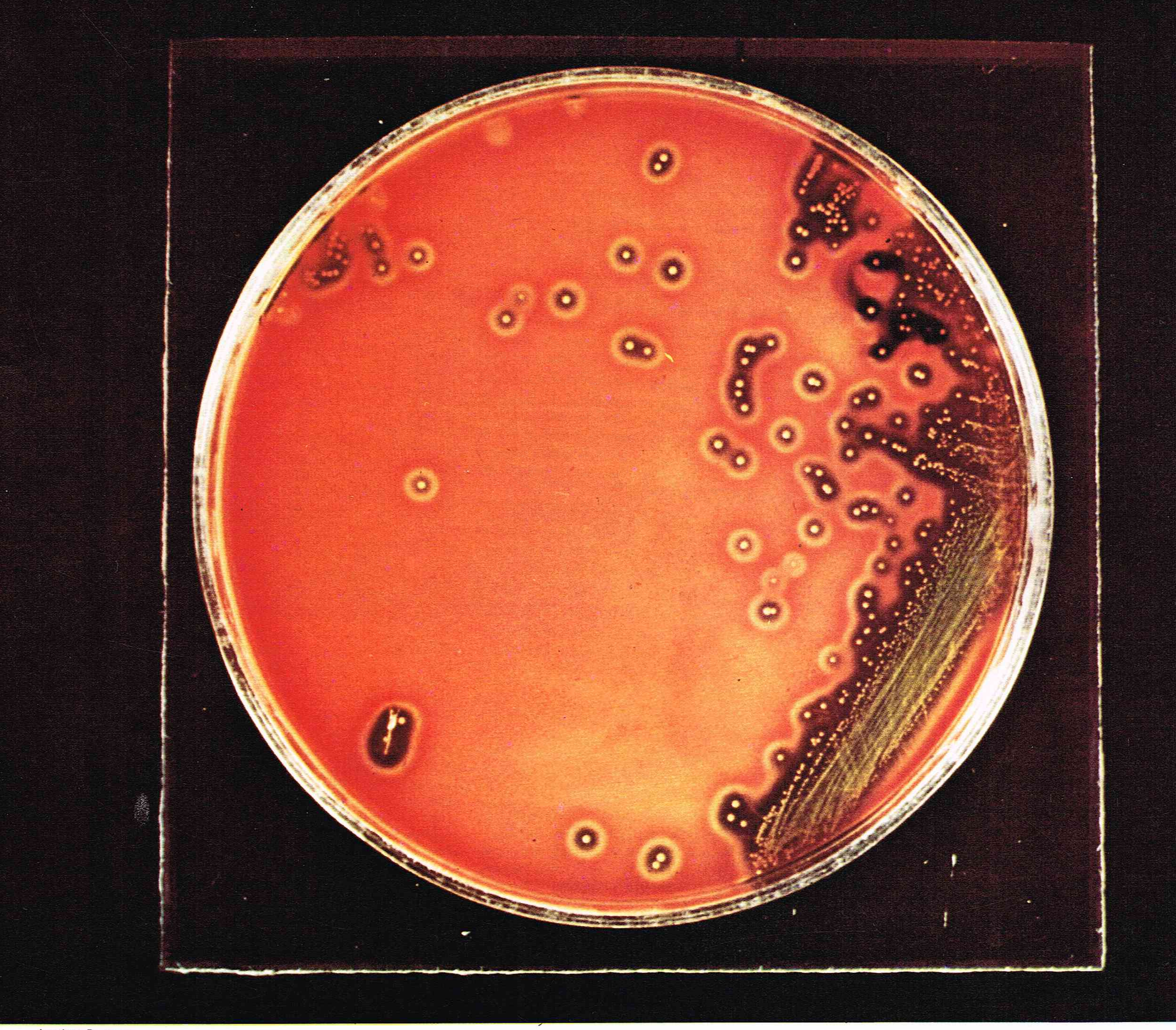
▼ ▶ **Diplococcus pneumoniae** ***ou pneumocoque se présente sous forme de cellules arrondies, associées en paires. A droite, cliché pris au microscope optique (× 800), à gauche, au microscope électronique (× 40 000).***



P. Castano - I.G.D.A.



F. Scanga



Institut Pasteur

▲ ***Culture dans une boîte de Petri contenant de la gélose au sang de streptocoques β hémolytiques.***

La paroi est en outre le siège des antigènes (polymères de type lipopolysaccharides, par exemple) responsables du caractère pathogène de certaines Bactéries (entérobactéries entre autres). C'est également au niveau de la paroi que les bactériophages (Virus attaquant les Bactéries) trouvent leur site de fixation.

La membrane cytoplasmique, dont l'épaisseur atteint 50 à 75 Å, composée de protéines et de lipides, protège directement le cytoplasme. Son rôle est considérable, car à son niveau se règle la perméabilité cellulaire. Des enzymes de type perméases contrôlent la pénétration des ions et des molécules nécessaires au métabolisme de l'organisme. Cette membrane contient la quasi-totalité des cytochromes bactériens et plusieurs enzymes dont la phosphatase acide, la nitrate réductase et des déshydrogénases (succinique, D.L-lactique et céto-glutarique). A son niveau se déroule donc un grand nombre d'étapes de la respiration cellulaire qui, chez les Eucaryotes, se situe dans les mitochondries. Chez les Bactéries, une différenciation locale de la membrane cytoplasmique, les *mésosomes,* a un rôle capital comme site respiratoire privilégié et comme centre de contrôle lors de la formation du *septum* séparant les deux cellules filles après la division cellulaire. La fixation du matériel nucléaire au niveau des mésosomes permet une synchronisation de la division du noyau et du cytoplasme.

Le matériel nucléaire se présente au microscope électronique sous l'aspect de zones plus claires que le cytoplasme. L'acide désoxyribonucléique (ADN) non entouré de membrane est visible sous forme de filaments enchevêtrés. Après des traitements ménagés, il est possible de les « dérouler » et l'on constate qu'il s'agit d'un filament circulaire de 700 à 900 μ de long. Cependant, chez les Bactéries, en dehors de ce chromosome, des fragments d'ADN nommés « épisomes » ou « plasmides » supportent également des déterminants génétiques spécifiques (facteur R de polyrésistance aux antibiotiques, par exemple).

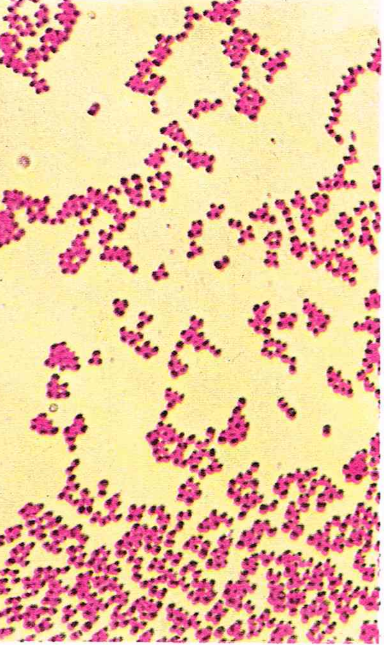
Le cytoplasme est bourré de granulations sphériques, les *ribosomes,* très riches en acides ribonucléiques (ARN). Ces ribosomes qui ont une constante de sédimentation de 70 S se rapprochent donc de ceux qui existent dans les mitochondries et les plastes des Eucaryotes, mais sont différents des ribosomes du cytoplasme des Eucaryotes dont la constante de sédimentation atteint 80 S. Ces ribosomes très nombreux (18 000 pour une cellule de *Escherichia coli*) sont le lieu de synthèse des protéines.

Parmi les organites facultatifs, on peut citer d'abord les capsules correspondant à des enveloppes supplémentaires pour la cellule. Leur nature chimique est très variable. Ce sont des polypeptides (polymères d'acide D-glutamique dans le cas de *Bacillus anthracis*) ou des polysaccharides.

Leur rôle est important en ce qui concerne certaines Bactéries pathogènes. En effet, lorsque les pneumocoques perdent la propriété de s'encapsuler, ils ne sont plus pathogènes. Morphologiquement la perte de la capsule



Archives I.G.D.A.



Archives I.G.D.A.

▲ *En haut, culture sur milieu carotte gélosée, de* **Sarcina lutea.** *Morphologie microscopique de cette Bactérie qui fait partie des cocci Gram positives.*

▼ *Mode de division du staphylocoque. On remarquera que le processus de fission s'effectue selon plusieurs plans de l'espace (× 15 000) pour aboutir à une formation en grappe (× 12 500).*

se traduit par le fait que les colonies bactériennes « smooth » (lisses, luisantes, à contours bien définis) deviennent « rough » (rugueuses, mates et à contours irréguliers).

L'appareil photosynthétique de certaines Bactéries est constitué de vésicules *(Chromatium, Thiospirillum)*, de tubules (Thiorhodacées) ou de lamelles *(Rhodospirillum iridis)*. Ces structures sont des spécialisations de la membrane cytoplasmique qui contiennent les pigments chlorophylliens et parfois des caroténoïdes.

Des granules de réserve sont souvent abondants dans la cellule bactérienne. Les polyphosphates (volutine) forment les granules métachromatiques et sont importants dans certains groupes (corynébactéries par exemple). Les glucides peuvent s'accumuler sous forme de glycogène tandis que des polymères de l'acide poly β hydroxybutyrique représentent pour d'autres Bactéries la forme de réserve du carbone organique. Les lipides sont souvent emmagasinés sous forme de globules. Enfin, certaines Bactéries chimiolithotrophes sont bourrées de soufre (résultat de l'oxydation des sulfures).

Dans le cytoplasme de certaines Bactéries, on peut mettre en évidence au microscope électronique des *microtubules*, et les *bactériocines*, protéines bactéricides ayant des propriétés antibiotiques vis-à-vis de souches appartenant à la même espèce que la souche qui les a synthétisées.

Les cils et les flagelles sont responsables de la mobilité de nombreuses cellules bactériennes.

Selon les groupes, ces flagelles sont insérés tout autour de la cellule (flagelles péritriches des Entérobactériacées) ou à un seul pôle de la cellule (insertion polaire des Pseudomonadales). Cette insertion polaire peut être de type monotriche (un ou deux flagelles chez les Pseudomonadales) ou lophotriche (une touffe de flagelles chez les Spirillacées). La présence de flagelles dépend de la constitution du milieu de culture (pression osmotique, consistance, viscosité), mais aussi de l'équipement génétique de la cellule. Les flagelles peuvent s'observer au microscope optique après coloration (coloration de Leifson, par exemple). C'est cependant grâce au microscope électronique que l'on a étudié leur structure. Ce sont des filaments dont la longueur peut atteindre plusieurs fois celle de la cellule et dont le diamètre varie de 10 à 20 mμ selon les organismes. Ils sont insérés au niveau de la membrane cytoplasmique sur un blépharoplaste situé dans le cytoplasme. Les fibres flagellaires sont composées d'une protéine pure, la flagelline, dont le poids moléculaire atteint 20 000. Cette protéine particulière ne contient pas de cystine, ni de tryptophane, et correspond à un antigène important des Bactéries (antigène H.).

Les flagelles sont les organes locomoteurs des Bactéries. Le mouvement est en général déterminé par une contraction rythmique du cil, mais les flagelles polaires des spirilles n'ondulent pas et tournent en cercle plus ou moins à angle droit avec l'axe de l'hélice cellulaire.

Certains groupes bactériens sont mobiles tout en étant dépourvus de flagelles. Comme certaines Cyanophycées, les *Beggiatoa* glissent sur le substrat dans un mucus qu'elles sécrètent. De même, dans tout le groupe des Myxobactériales, les cellules se déplacent en un mouvement parfois coordonné sur un mucus sécrété à travers la paroi cellulaire.

En plus des flagelles locomoteurs, certaines Bactéries possèdent des appendices filamenteux (*fimbriae* et *pili* sexuels). Les *fimbriae*, qui, chez les Entérobactériacées, sont des filaments très fins et beaucoup plus courts que les flagelles, contrôlent l'adhésivité et la charge électrique des cellules bactériennes, ainsi que la tendance de certaines d'entres elles à se développer à la surface des milieux liquides.

Les *pili* sexuels beaucoup plus longs et d'un diamètre supérieur sont en nombre peu élevé. Ils conditionnent les transferts génétiques lors de la conjugaison bactérienne.

Techniques bactériologiques

En premier lieu, il faut éliminer toutes les cellules bactériennes viables (cellules végétatives ou spores) présentes dans l'environnement et qui se développent dès que le milieu devient favorable.

C'est pourquoi on commence toujours par stériliser le matériel (récipients et milieux de culture). La présence de spores thermorésistantes chez les Bacillacées pose des problèmes très difficiles à résoudre. La plupart des Bactéries ont une bonne croissance dans des conditions artificielles. Il s'agit des milieux de culture liquides (bouillon de viande, sérum, lait) ou solides (gélose nutritive, carottes). Les cultures sont faites dans des tubes à essais, des fioles ou des ballons, des boîtes de Pétri. L'incubation à une température convenable, voire une agitation et parfois un éclairement favorisent la croissance.

L'ensemencement des Bactéries dans les milieux de culture se fait en inoculant le prélèvement (contenant les cellules bactériennes) à l'aide d'une boucle métallique préalablement stérilisée après avoir été portée au rouge dans la flamme d'un bec de gaz. On examine les colonies apparues dans les milieux gélosés et on les purifie par diverses techniques de façon à obtenir une souche ou culture pure, population provenant d'une cellule initiale.

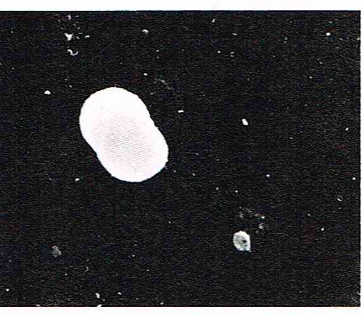
Si la cellule bactérienne reste indéfiniment apte à se diviser dans un milieu de culture favorable, il n'en est pas de même si le substrat ne permet plus une croissance rapide. Dans ce cas, certaines Bactéries (*Bacillus, Clostridium, Plectridium,* certains Actinomycètes) acquièrent une propriété particulière : la cellule végétative, après une dernière division cellulaire qui isole deux cellules filles de taille inégale, se transforme en une cellule de résistance à vie ralentie, l'endospore ; la cellule qui sporule s'entoure de nombreuses parois (cortex, tunique, exosporium) contenant une molécule nouvelle absente dans la cellule végétative, l'acide dipicolinique.

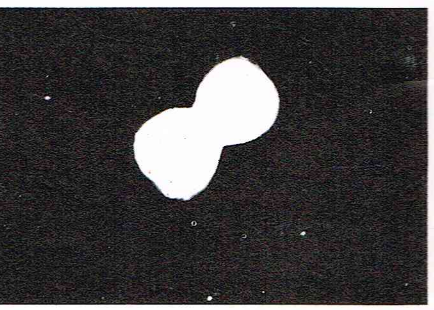
La spore bactérienne résiste aux conditions défavorables du milieu telles que températures élevées, radiations, rayons ultra-violets, rayons X, dessiccation... Elle ne retrouve une vie active que si les facteurs ambiants redeviennent propices, mais parfois ne germe que si sa « dormance » a été supprimée par un processus physique ou chimique (choc thermique, surfactants, chélateurs).

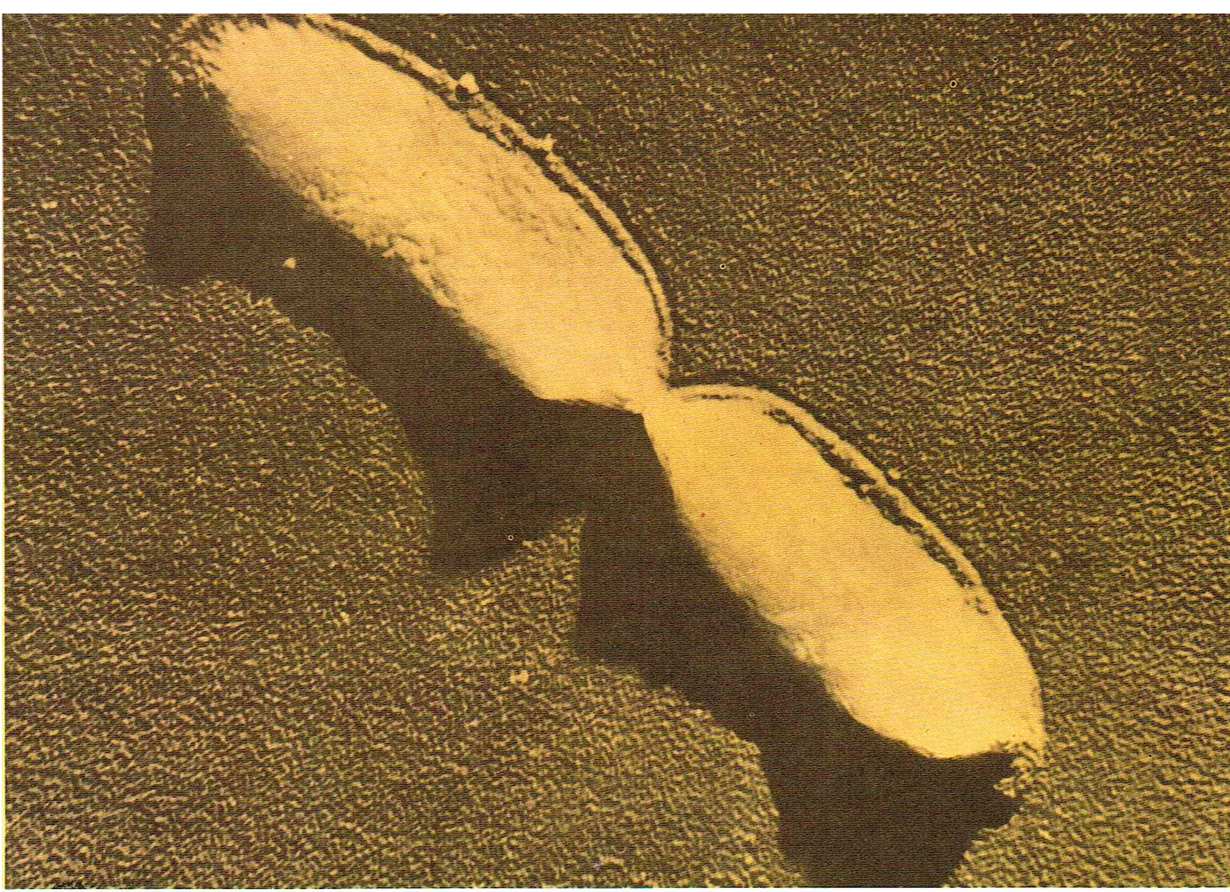
D'autres cellules bactériennes (*Azotobacter,* Myxobactériales) forment des kystes quand le milieu leur est défavorable. Les cellules se déshydratent et passent à l'état de vie ralentie. Leur résistance est cependant beaucoup moins forte que celle des endospores.

Enfin le mycélium des Actinomycètes peut se fragmenter en arthrospores, ou former d'autres types de spores (conidies en chaînettes ou pédonculées). Dans ce cas, les spores sont beaucoup plus des organes de multiplication que des cellules de résistance et sont fondamentalement différentes des endospores.

La stérilisation du matériel est réalisée par la chaleur sèche (four Pasteur) ou par la chaleur humide (autoclave). Il ne faut pas oublier que certaines formes de résistances supportent des températures élevées. Dans





◀ *Escherichia coli en phase terminale de division : un fragile pont de cytoplasme relie encore les deux cellules.*

F. Scanga

la pratique courante, au laboratoire, le temps de stérilisation est de 20 minutes à 120 °C. Si les milieux de culture contiennent des substances fragiles (sucres, vitamines), il est parfois nécessaire de filtrer le milieu sur des membranes qui retiennent toutes les Bactéries (mais laissent passer les Virus et les *Mycoplasma*).

Lorsque toute trace de vie a disparu, on peut alors isoler les Bactéries que l'on désire étudier. Pour ce faire sont utilisés dans un premier temps des milieux « sélectifs » éliminant plus ou moins totalement les germes autres que ceux qui sont désirés. A partir de ces milieux « sélectifs », des étalements en stries ou des dilutions successives permettent d'obtenir des colonies bactériennes séparées les unes des autres. Celles-ci proviennent en général d'une seule cellule. Une colonie isolée sera ensuite repiquée sur un milieu de culture convenable ; on aura ainsi une souche dont les caractères resteront en principe constants (sauf mutation). Il faudra vérifier pendant toute la recherche entreprise que les caractères morphologiques, cytologiques, biochimiques et biologiques demeurent toujours identiques à ceux de la souche de départ.

Biologie et physiologie des Bactéries

Tous les types physiologiques se rencontrent chez les Bactéries. Très schématiquement, il est possible de classer les microorganismes d'après les sources d'énergie qu'ils utilisent pour leur croissance ou d'après les sources de carbone servant à édifier leurs molécules organiques.

Sources d'énergie. Comme toutes les synthèses biologiques sont endergoniques (c'est-à-dire qu'elles nécessitent de l'énergie), les cellules bactériennes doivent se procurer l'énergie indispensable dans le milieu extérieur. On trouve, suivant le cas, des phototrophes, des chimiotrophes et des paratrophes.

Les phototrophes utilisent la lumière comme source d'énergie. Les Algues (comme les plantes supérieures, d'ailleurs) produisent des molécules réduites (glucides) à partir du gaz carbonique, l'eau étant le donneur d'électrons. Les photolithotrophes utilisent les sulfures comme donneurs d'électrons pour réduire le gaz carbonique (Thiorhodacées), tandis que les photoorganotrophes (Athiorhodacées) utilisent une molécule organique (alcool, acide).

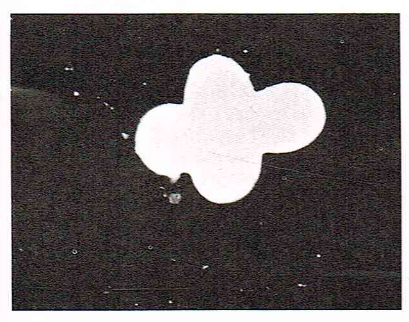
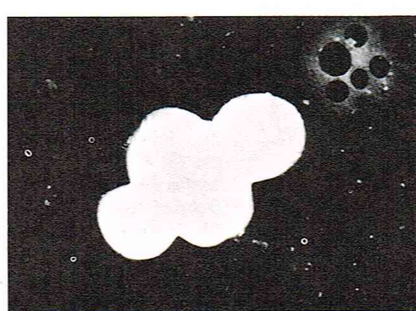
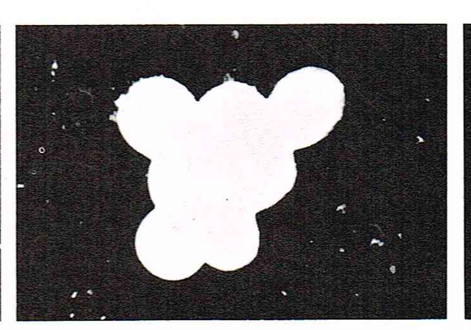
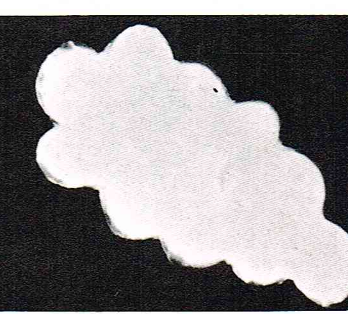
Pour les chimiotrophes, l'énergie nécessaire à la cellule provient de l'oxydation chimique d'une molécule. Cette molécule peut être une molécule minérale : chimiolithotrophes ou une molécule organique : chimioorganotrophes.

Les chimioorganotrophes oxydent des substances organiques pour en tirer de l'énergie. Ils dépendent donc d'autres organismes qui leur fournissent ces molécules. De nombreuses Bactéries et tous les Animaux présentent ce type de métabolisme.

On range dans les paratrophes les Bactéries qui ont perdu le pouvoir de faire certaines réactions chimiques essentielles pour leur métabolisme et sont donc des parasites obligatoires intracellulaires. Les *Rickettsia* appartiennent à ce groupe.

Sources de carbone. Les Bactéries phototrophes et chimiolithotrophes (autotrophes) sont censées utiliser comme source de carbone le gaz carbonique atmosphérique. En revanche, les Bactéries chimioorganotrophes (hétérotrophes) exigent pour leur croissance du carbone organique.

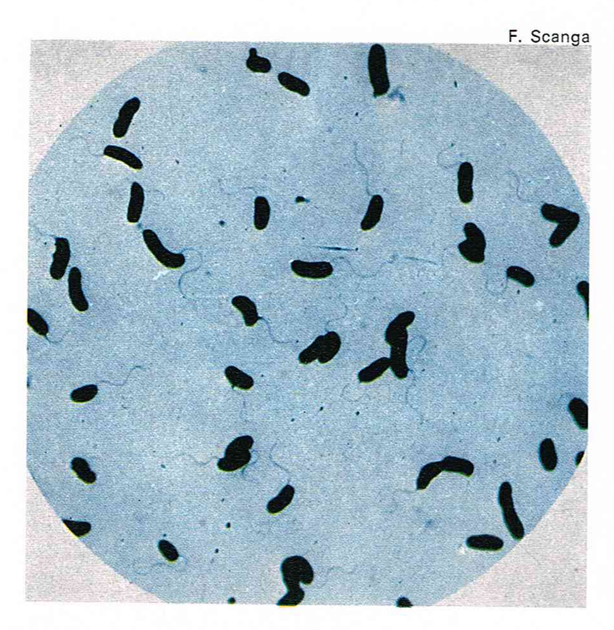
Cette distinction est en fait difficile à établir car de nombreuses Bactéries « autotrophes » ont besoin de molécules organiques jouant le rôle de métabolite essentiel, tandis que des Bactéries hétérotrophes peuvent incorporer, à partir du gaz carbonique, une fraction du carbone qui leur est indispensable : c'est le cas des *Brucella, Neisseria*...

F. Scanga

▶ ***Vibrio cholerae** ou **Vibrio comma**, agent pathogène du choléra. En raison de sa forme incurvée, il reçut le nom de bacille virgule.*

F. Scanga



Enfin on connaît des auxotrophes, souvent des mutants, qui exigent une ou plusieurs molécules organiques et ont perdu la propriété de les synthétiser (vitamines, acides aminés, bases puriques). Le milieu de culture doit donc les leur apporter.

Métabolisme énergétique

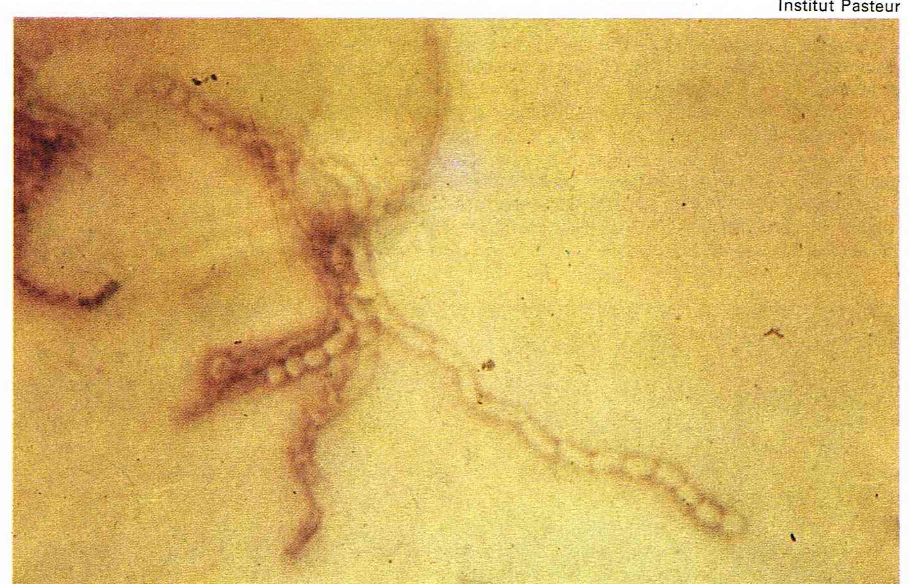
Dans le cas des chimioorganotrophes, les cellules bactériennes ont à leur disposition des molécules organiques réduites qu'elles vont oxyder pour en tirer l'énergie nécessaire à toutes leurs synthèses. Il s'agit, en fait, d'oxydoréductions qui sont réalisées au cours de la respiration ou de la fermentation du substrat.

La respiration est le processus au cours duquel le substrat est dégradé en CO_2 et H_2O en présence d'O_2 atmosphérique. Ce type de métabolisme fournit beaucoup d'énergie.

Certains groupes de Bactéries sont des aérobies obligatoires et ne peuvent réaliser que ce type d'oxydation (*Mycobacterium tuberculosis* et certaines Bacillacées). Les Bactéries aérobies strictes ont un équipement cellulaire complet en transporteurs d'électrons. Le flot d'électrons venant du substrat et passant par le NAD (nicotinamide-adénine-dinucléotide), une flavoprotéine et plusieurs cytochromes, est accepté par l'oxygène. Au cours de ce processus est synthétisé un composé riche en énergie, l'ATP (adénosine triphosphate), qui devient disponible pour la cellule.

▼ ***Streptomyces scabies**, Bactéries aérobies, pathogènes de la pomme de terre.*

Institut Pasteur



Ce type de Bactérie est inhibé par une tension insuffisante en oxygène et se développe toujours en surface dans les milieux de culture.

De très nombreux types bactériens supportent cependant l'absence d'oxygène, mais restent capables de vivre en sa présence. Ce sont des anaérobies facultatifs. Les Entérobactériacées appartiennent à ce groupe. En présence d'air un métabolisme respiratoire s'établit, mais si l'oxygène devient rare, le substrat est oxydé par un processus tout à fait différent : la fermentation.

Ce processus est en fait très varié, mais peut se résumer de la manière suivante ; les électrons, provenant du substrat qui est oxydé, sont acceptés par des substances organiques diverses (acide pyruvique par exemple pour la fermentation lactique, acétaldéhyde pour la fermentation alcoolique).

Ce processus fournit beaucoup moins d'énergie. Dans le second cas, deux molécules d'ATP seulement sont formées pour une molécule de glucose. Le sous-produit (éthanol) est en effet, potentiellement, très riche en énergie. Il permet encore aux Bactéries acétiques *(Acetobacter)* de se développer.

Par ces processus fermentaires, les molécules organiques sont très rapidement détruites. L'homme en a tiré parti pour sa propre alimentation.

Dans la *fermentation lactique*, il y a production finale d'acide lactique. Des lactobacilles et des streptocoques interviennent toujours dans la fabrication des fromages. En effet il y a au début une coagulation du lait grâce à l'acide lactique produit par ces microorganismes aux dépens du lactose. Certaines fermentations sont au contraire néfastes. C'est le cas de la fermentation butyrique qui est responsable d'accidents de fabrication en fromagerie (gruyère).

Il existe enfin des Bactéries anaérobies strictes *(Sphaerophorus, Clostridium)*, qui ne peuvent se développer qu'en absence totale d'oxygène. L'effet toxique de l'oxygène est dû soit à l'absence de catalase (enzyme détruisant les peroxydes bactéricides), soit à l'inhibition de certaines enzymes par l'oxygène (fumarate réductase par exemple).

Métabolisme de l'azote

Les Bactéries ont besoin d'azote pour synthétiser leurs protéines. Un grand nombre de Bactéries saprophytes (responsables des putréfactions ou d'une protéolyse) hydrolysent des substances protéiques pour se procurer les acides aminés. La décomposition des protides en éléments plus simples se réalise grâce aux protéases que produisent de très nombreuses espèces bactériennes. Ces réactions interviennent au cours de la destruction et de la transformation dans la nature des matières organiques : déchets végétaux ou animaux, cadavres... Leur intérêt est immense car cette activité bactérienne remet en circulation le carbone et l'azote immobilisés dans les macromolécules organiques.

Cependant quelques Bactéries peuvent synthétiser leurs acides aminés et leurs protéines à partir de l'azote atmosphérique. Elles sont dites fixatrices d'azote. Il en existe deux types, celles qui sont libres et celles qui vivent en symbiose.

Les Bactéries dites « libres » se trouvent dans le sol et sont aérobies *(Azotobacter, Beijerinckia, Derxia)* ou anaérobies *(Clostridium, Methanobacterium, Desulfovibrio)*. Certaines même sont non seulement capables de fixer l'azote gazeux, mais peuvent utiliser le gaz carbonique comme source de carbone grâce à l'énergie lumineuse *(Chlorobium, Rhodospirillum, Rhodopseudomonas)*. Ces dernières sont donc capables de vivre dans un milieu purement minéral (CO_2, N_2 et sels minéraux), mais exigent souvent certaines molécules organiques (vitamines par exemple).

Les Bactéries symbiotiques *(Rhizobium)* vont fixer l'azote atmosphérique lorsqu'elles vivent dans les racines de certaines plantes supérieures (Légumineuses). La plante fournit à la Bactérie du carbone organique, résultat de sa propre photosynthèse, et récupère des molécules azotées synthétisées par la Bactérie à partir de l'azote gazeux. C'est un exemple remarquable de symbiose, dont l'importance est considérable en agronomie pour un bon développement des plantes appartenant à ce groupe des Légumineuses (trèfle, luzerne, soja). Ces

plantes, grâce aux Bactéries, enrichissent le sol en azote organique qui sera assimilable par d'autres organismes. C'est le principe des engrais dits « verts ».

Les Bactéries de la nitrification (Nitrobactériacées) interviennent dans le cycle de l'azote d'une tout autre manière. Ces chimiolithotrophes oxydent l'ammoniac en nitrites *(Nitrosomonas)*, puis les nitrites en nitrates *(Nitrobacter)*. Cette oxydation leur fournit l'énergie dont elles ont besoin pour leurs propres synthèses. La présence de ces Nitrobactériacées est essentielle dans un sol. En effet les nitrates représentent par excellence la forme d'azote assimilable par les plantes supérieures. Inversement, dans un sol mal aéré (anaérobiose), les nitrates serviront d'accepteur d'électrons et seront réduits en azote gazeux. Ce processus de dénitrification est le fait d'un petit nombre de Bactéries hétérotrophes *(Bacillus, Spirillum, Pseudomonas, Micrococcus denitrificans)* et conduit à la perte d'azote sous forme d'azote gazeux dans l'atmosphère.

Métabolisme du soufre

Comme nous venons de le voir, le métabolisme bactérien est essentiel pour que les cycles du carbone et de l'azote se déroulent normalement dans la nature. Le soufre est également un élément essentiel pour toutes les cellules (acides aminés soufrés par exemple) et le cycle du soufre dans la nature est aussi sous la dépendance des Bactéries. Au cours de la protéolyse les Bactéries de la putréfaction libèrent sous forme de sulfures le soufre organique. Des Bactéries sulfo-oxydantes *(Thiobacillus)* oxydent les sulfures en sulfates assimilables par les plantes supérieures. Rappelons que cette oxydation des sulfures libère de l'énergie et que les Bactéries oxydant le soufre sont des chimiolithotrophes. Certaines Bactéries anaérobies utilisent les sulfates (au lieu d'oxygène) comme accepteur d'électrons. C'est le cas des Bactéries sulfato-réductrices *(Desulfovibrio desulfuricans)* qui réduisent les sulfates en sulfures.

Bactéries saprophytes, parasites, symbiotiques et antagonistes

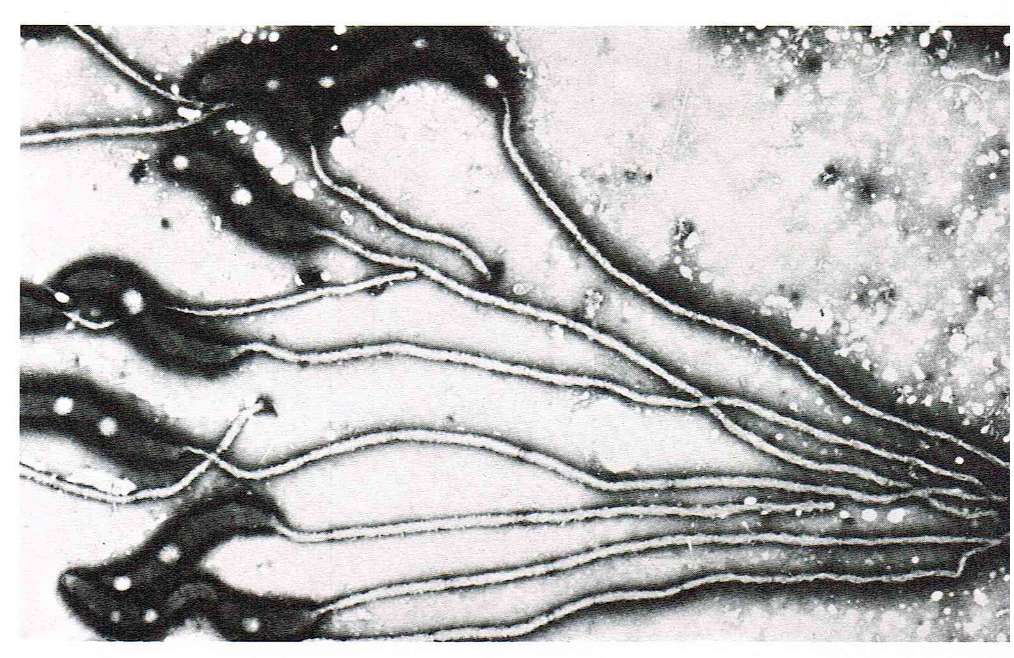
Des Bactéries hétérotrophes, qui sont incapables de tirer des molécules minérales leur subsistance, peuvent être *symbiontes* : c'est le cas des *Rhizobium* dont nous avons signalé l'intérêt. On considère également comme symbiontes les Bactéries qui pullulent dans l'appareil digestif des herbivores, ruminants ou non, et qui sont souvent cellulolytiques; elles ont pour rôle de métaboliser la cellulose en substances directement assimilables par les phytophages.

Le commensalisme est le fait des Bactéries qui, vivant dans des organismes en bonne santé, ne leur apportent aucun avantage et ne provoquent aucun trouble. C'est le cas de certaines souches d'*Escherichia coli*, qui, dans l'intestin humain, ne sont pas pathogènes en l'absence de conditions de déséquilibre pathologique.

Les saprophytes sont les Bactéries qui vivent aux dépens de tissus ou d'organismes morts; ils sont fort nombreux (agents de la putréfaction, par exemple). Toutefois, des espèces commensales et saprophytes peuvent devenir pathogènes : c'est le cas des staphylocoques et des colibacilles.

Les Bactéries parasites, et par conséquent pathogènes, sont la cause d'une multitude de maladies des plantes *(Agrobacterium tumefaciens*, agent du cancer végétal; *Xanthomonas, Corynebacterium michiganense)*, des Animaux et de l'homme (*Mycobacterium tuberculosis* responsable de la tuberculose; *Erysipelothrix insidiosa*, rouget du porc; *Listeria monocytogenes*, encéphalites des ovins et des hommes; *Corynebacterium diphteriae*, diphtérie).

Dans la nature, il arrive fréquemment que certaines Bactéries inhibent plus ou moins la croissance d'autres souches. Ce phénomène peut être dû à la libération dans le milieu de métabolites. L'acide lactique, par exemple, libéré par les Lactobacillacées, empêche la croissance des Bactéries de la putréfaction. De nombreuses Bactéries élaborent des substances plus spécifiques, tels des antibiotiques ou des bactériocines. Les antibiotiques sont

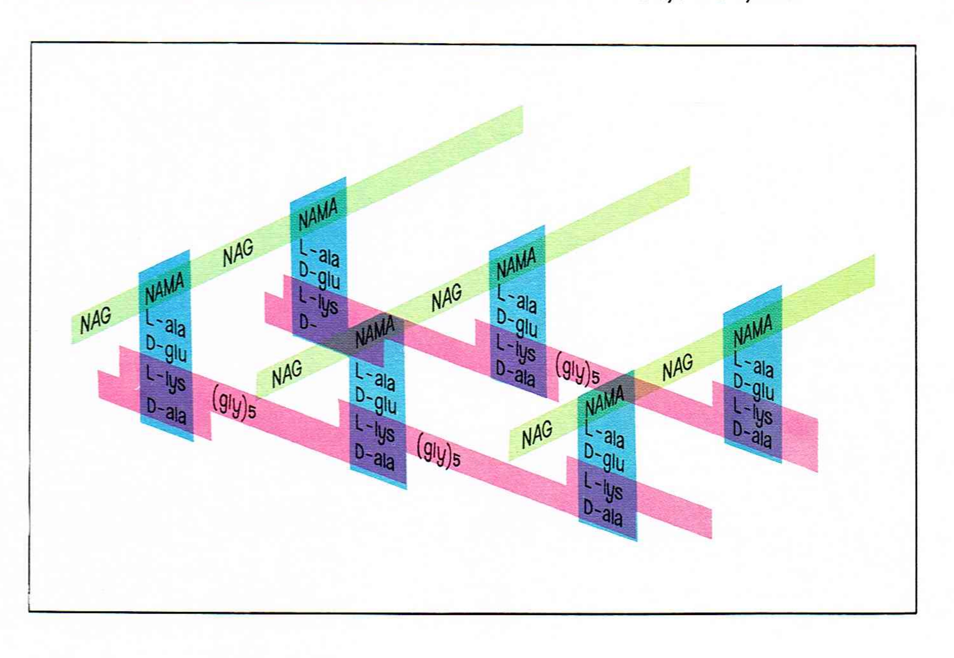


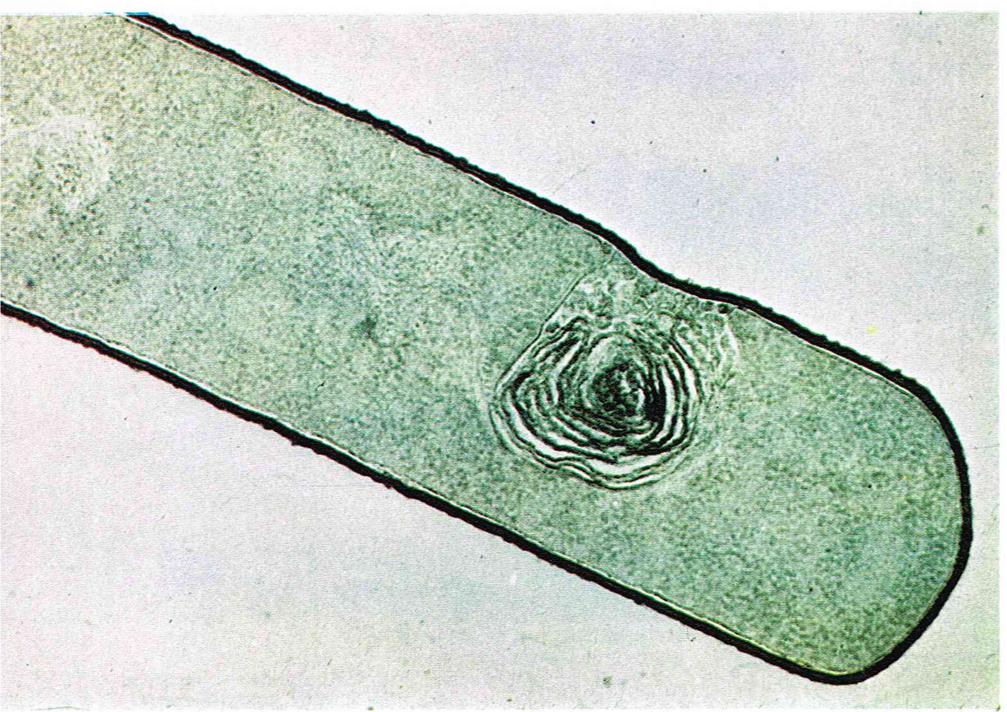
P. Castano - I.G.D.A.

▲ **Caulobacter crescentus** *(× 7 750), photographie due à l'obligeance du professeur J.-M. Schmidt.*

◀ **Mycobacterium tuberculosis** *coloré selon la méthode de Ziehl-Neelsen. Les bacilles responsables de la tuberculose chez l'homme apparaissent en rouge-violet.*

▼ *Structure chimique du mucopeptide de* **Staphylococcus aureus.** *N : N - acétyl glucosamine; NAMA : acide N-acétyl muramique; D ou L ala : D ou L-alanine; D glu : acide D-glutamique; Gly : glycine; L lys : L-lysine.*





Institut Pasteur

▲ **Bacillus subtilis.** ***On distingue nettement le mésosome. Aspect de croissance.***

fabriqués maintenant à l'échelle industrielle. Les Actinomycètes représentent le groupe de Bactéries fournissant le plus grand nombre d'antibiotiques (érythromycine, tétracycline, streptomycine) qui servent à soigner les maladies de l'homme, des Animaux et des plantes.

SYSTÉMATIQUE

En bactériologie, la taxonomie obéit aujourd'hui à deux orientations générales : celle de la systématique naturelle qui essaye d'établir des filiations évolutives entre les organismes et celle de la systématique adamsonnienne qui, après constat de la faillite de la taxonomie naturelle, choisit le plus grand nombre possible de critères précis, pour les transmettre à un ordinateur afin d'établir des groupes.

La « taxonomie » naturelle est fondée sur des critères morphologiques : les formes bactériennes sont peu nombreuses (bacilles, vibrions, spirilles, coques), mais, malheureusement, pour une même espèce, elles varient souvent selon les conditions de culture. La disposition des flagelles caractérise des groupes entiers (flagellation polaire des Pseudomonadales). Cependant les cellules perdent facilement leurs flagelles et ceux-ci n'apparaissent que dans des conditions de culture bien définies. La présence d'une capsule est également fonction de la composition du milieu. Certaines souches dites « smooth » sont capsulées, mais mutent fréquemment et donnent des souches « rough » non capsulées. Or le *Bacillus anthracis* pathogène ne diffère que par la présence d'une capsule du *Bacillus cereus* saprophyte banal du sol. La coloration de Gram est un bon critère morphologique s'il est soigneusement utilisé, mais malheureusement il varie selon l'état physiologique de la culture.

Pour distinguer entre eux les organismes supérieurs, les systématiciens se servent volontiers du critère d'interfertilité : deux espèces sont distinguables si les hybrides nés du croisement sont stériles. Chez les Bactéries, ce critère d'interfertilité ne peut être utilisé puisque, dans toute la famille des Entérobactériacées par exemple, il est possible d'obtenir des échanges génétiques.

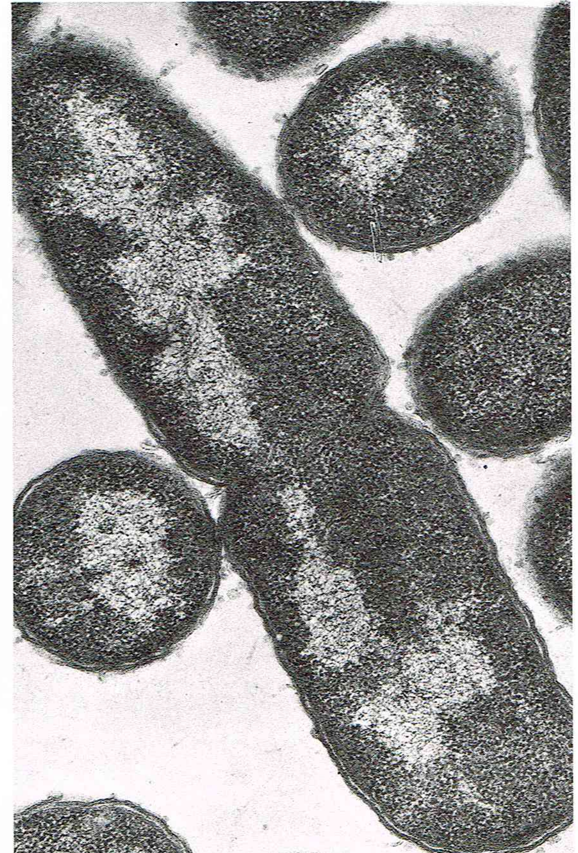
Les critères de détermination physiologique ne sont pas plus fidèles, puisque, pour distinguer les *Escherichia* des *Salmonella,* on utilise par exemple le critère de la fermentation du lactose. De nombreux mutants d'*E. coli* ne dégradent pas ce sucre et ne sont cependant pas sortis du genre *Escherichia*.

La taxonomie adamsonnienne ou taxonomie numérique est au contraire fondée sur le principe de rapprochement des Bactéries possédant le plus grand nombre possible de caractères dont on définit la stabilité. Cette taxonomie n'est malheureusement pas terminée ; seuls les groupes des Entérobactériacées, des Lactobacillacées, des Mycobactéries et des *Bacillus* ont été étudiés de ce point de vue.

Actuellement, la systématique bactérienne ne peut qu'être un compromis plus ou moins valable entre les diverses classifications proposées par les bactériologistes. Dix ordres ont été définis : Les Pseudomonadales, les Chlamydobactériales, les Hyphomicrobiales, les Eubactériales, les Caryophanales, les Actinomycétales, les Flexibactériales, les Myxobactériales, les Spirochétales, et les Rickettsiales.

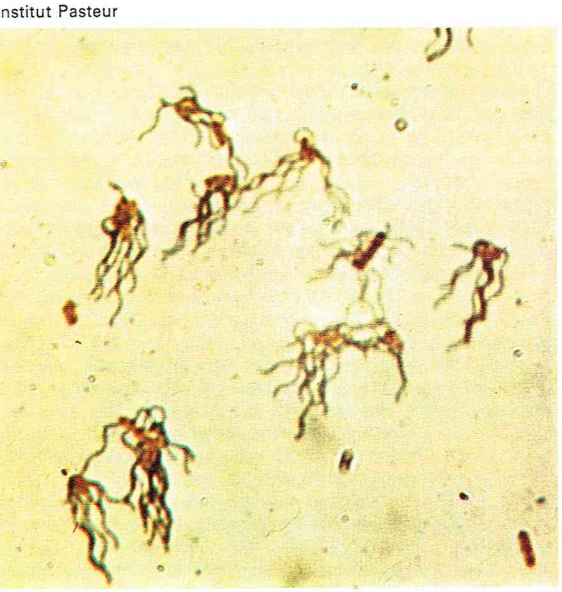
Les Mycoplasmatales constituent désormais la classe des Mollicutes.

Institut Pasteur



▶ **Escherichia coli** ***en division. On distingue aisément sur ce cliché la paroi, la membrane cytoplasmique, les ribosomes et le noyau diffus (zones plus claires que le cytoplasme), non entouré de membrane.***

Institut Pasteur



Salmonella typhi ***ou bacille d'Eberth. Les flagelles mis en évidence après coloration montrent une disposition péritriche. Alors que le bacille mesure de 0,6 à 2,3 μ de longueur, les cils atteignent de 8 à 12 μ et même davantage.***

Pseudomonadales

Ces Bactéries, Gram négatives, sont des bâtonnets droits, incurvés ou spiralés, en général mobiles, grâce à des flagelles à insertion polaire. Certaines familles possèdent des pigments photosynthétiques.

1) Les Thiorhodacées et Athiorhodacées sont colorées en rouge, pourpre ou brun par des caroténoïdes et, comme les Chlorobactériacées, possèdent également des chlorophylles. Les bactériochlorophylles a, b, c et d absorbent la lumière à des longueurs d'onde de 358 à 425 nm et de 651 à 771 nm. Les spectres d'action varient donc légèrement selon les molécules de chlorophylle présentes dans les chromatophores.

Les cellules de Thiorhodacées *(Thiosarcina, Lamprocystis, Thiospirillum, Chromatium)* contiennent des globules de soufre qui peuvent disparaître selon l'état physiologique des cultures.

L'énergie lumineuse est employée à réduire le CO_2 en composés organiques, le H_2S sert de donneur d'électrons.

Les Athiorhodacées *(Rhodopseudomonas, Rhodospirillum)* utilisent comme donneurs d'électrons des alcools, des acides gras ou des acides cétoniques mais peuvent se développer à l'obscurité en anaérobiose si on leur fournit du carbone organique.

Les Chlorobactériacées *(Chlorobium, Pelodictyon)* comme les Thiorhodacées utilisent le H_2S comme donneur d'électrons mais sont colorées en vert (absence de caroténoïde).

2) Les Pseudomonadales non pigmentées par des pigments chlorophylliens comprennent un grand nombre de familles dont le métabolisme est divers : Nitrobactériacées, Méthanobactériacées, Thiobactériacées, Pseudomonadacées, Caulobactériacées, Sidérocapsacées, Spirillacées.

Les Nitrobactériacées *(Nitrosomonas* et *Nitrobacter)* sont les Bactéries de la nitrification. L'oxydation d'un composé minéral (NH_3 ou NO_2) leur fournit l'énergie dont elles ont besoin. Ce sont les chimiolithotrophes. Les cellules se divisent par bourgeonnement.

Les Méthanomonadacées *(Methanomonas, Hydrogenomonas)* oxydent le méthane, l'hydrogène ou l'oxyde de carbone pour se procurer l'énergie.

Les Thiobactériacées *(Thiobacillus)*, en présence d'oxygène, oxydent le soufre.

Les Pseudomonadacées sont des chimioorganotrophes dont certaines espèces sont parasites de l'homme et des Animaux. Elles attaquent le glucose par oxydation et non par fermentation. Ce type de métabolisme les différencie donc fondamentalement des Entérobactériacées. Certains *Pseudomonas* peuvent croître à des températures très basses (inférieures à 10 °C), d'autres s'adaptent à des milieux riches en NaCl (ce sont des halophiles). Certaines espèces sont parasites de l'homme *(Pseudomonas aeruginosa)* ou des Végétaux *(Xanthomonas)*. Les Bactéries appartenant au genre *Acetobacter* sont responsables des fermentations acétiques très utilisées industriellement : fabrication du vinaigre par oxydation de l'alcool éthylique en acide acétique.

Les Caulobactériacées *(Caulobacter, Gallionella)* sont des Bactéries très curieuses, pédonculées. Les *Gallionella* oxydent les sels de fer ferreux en sels de fer ferrique. Cette réaction leur fournit un peu d'énergie.

Les Sidérocapsacées oxydent également des sels de fer et des sels de manganèse. Ce sont des autotrophes facultatifs ou des hétérotrophes.

Les Spirillacées regroupent les genres dont les cellules sont incurvées *(Vibrio)* ou spiralées *(Spirillum)*. Les *Desulfovibrio* anaérobies réduisent les sulfates en H_2S, les *Methanobacterium* réduisent le CO en CH_4 et sont les agents des fermentations méthaniques importantes dans les processus d'épuration biologique des eaux usées. Les *Cell vibrio* et les *Cell falcicula* dégradent la cellulose et remettent donc en circulation le carbone organique immobilisé dans les polymères des parois des Végétaux supérieurs. Le vibrion du choléra est un pathogène dangereux pour l'homme. Certains *Vibrio* (tels que le *Vibrio costicolus*) sont halophiles et interviennent dans le processus des salaisons de viande en réduisant les nitrates en nitrites, aboutissant à la formation d'un pigment rouge gardant sa couleur après cuisson.

Chlamydobactériales

Ces Bactéries Gram négatives *(Sphaerotilus, Leptothrix)* sont assez comparables à des Cyanophycées incolores. Les cellules restent associées en un filament après la division cellulaire. Une gaine protège le filament et s'imprègne d'oxyde de manganèse ou de fer. La reproduction se fait par des spores nageuses ou par des conidies immobiles. Il n'y a jamais d'endospores.

Hyphomicrobiales

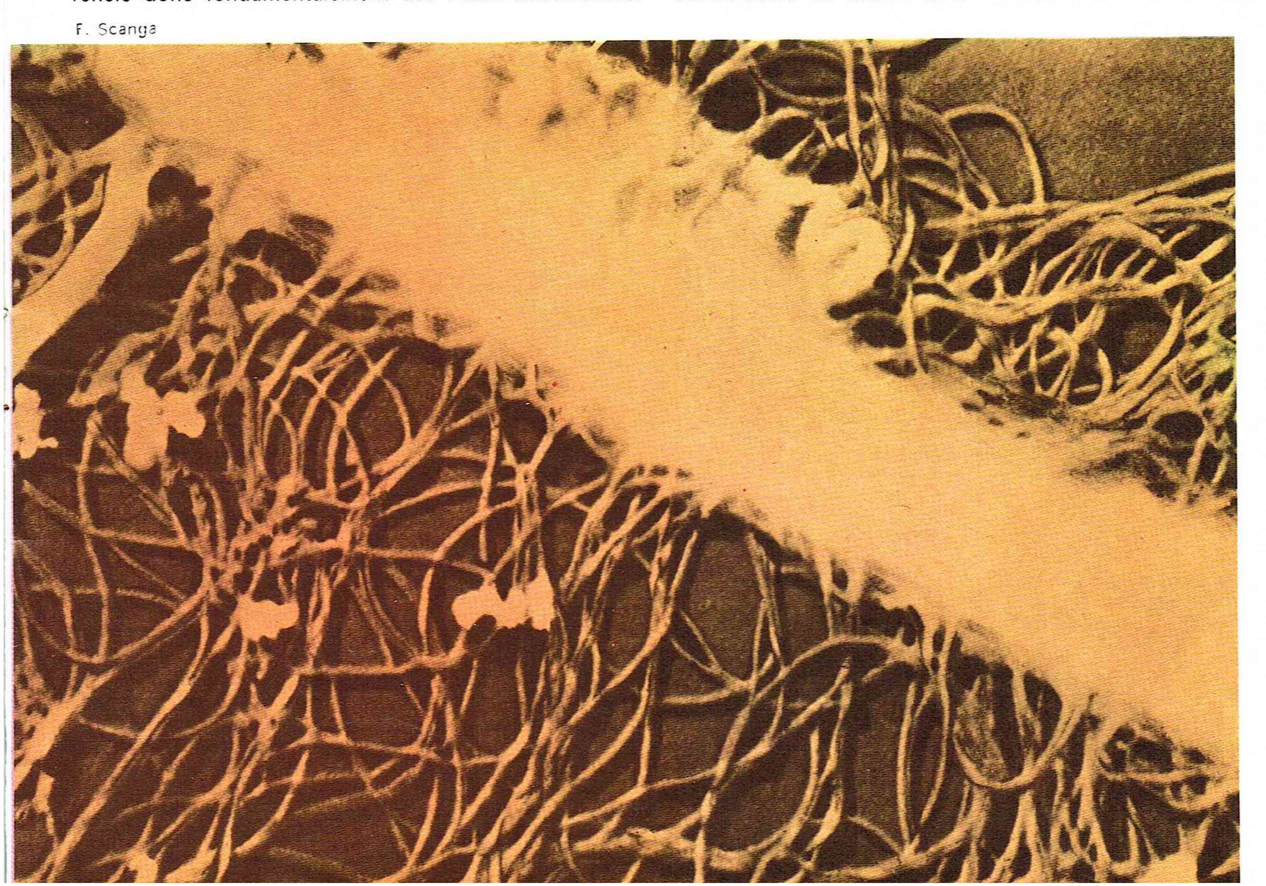
Gram négatives, les Hyphomicrobiales se multiplient par bourgeonnement comme les levures. Les bourgeons peuvent être sessiles ou apparaître à l'extrémité d'un mince filament qui se développe à partir du pôle d'une cellule mère ou d'un filament unissant deux cellules.



Institut Pasteur

▲ **Spores de Bacillus subtilis.**

F. Scanga



◀ ***Les cils sont insérés au niveau de la membrane cytoplasmique sur un blépharoplaste situé dans le cytoplasme.***

Immobiles ou mobiles par flagelle monotriche, ces organismes dulçaquicoles sont parfois parasites des Crustacés d'eau douce.

Eubactériales

Cet ordre bactérien est de loin le plus important. Les cellules sont sphériques ou en bâtonnets. Les formes mobiles sont péritriches. Une famille, celle des Bacillacées, forme des endospores. Toutes les espèces sont chimioorganotrophes, parasites ou saprophytes.

Deux grands groupes peuvent être définis :

1) *Les Gram négatifs*. Ils comprennent les familles suivantes : Azotobactériacées, Rhizobiacées, Achromobactériacées, Entérobactériacées, Brucellacées, Bactéroïdacées, Neisseriacées.

a) Les Azotobactériacées sont des bâtonnets de grande taille (2 à 3 μ x 3 à 6 μ). Dans des conditions défavorables, ces Bactéries forment des kystes, qui ne sont pas comparables cytologiquement aux endospores et qui résistent mal, contrairement aux endospores, aux températures élevées. Les *Azotobacter* sont des fixateurs d'azote libres dans le sol.

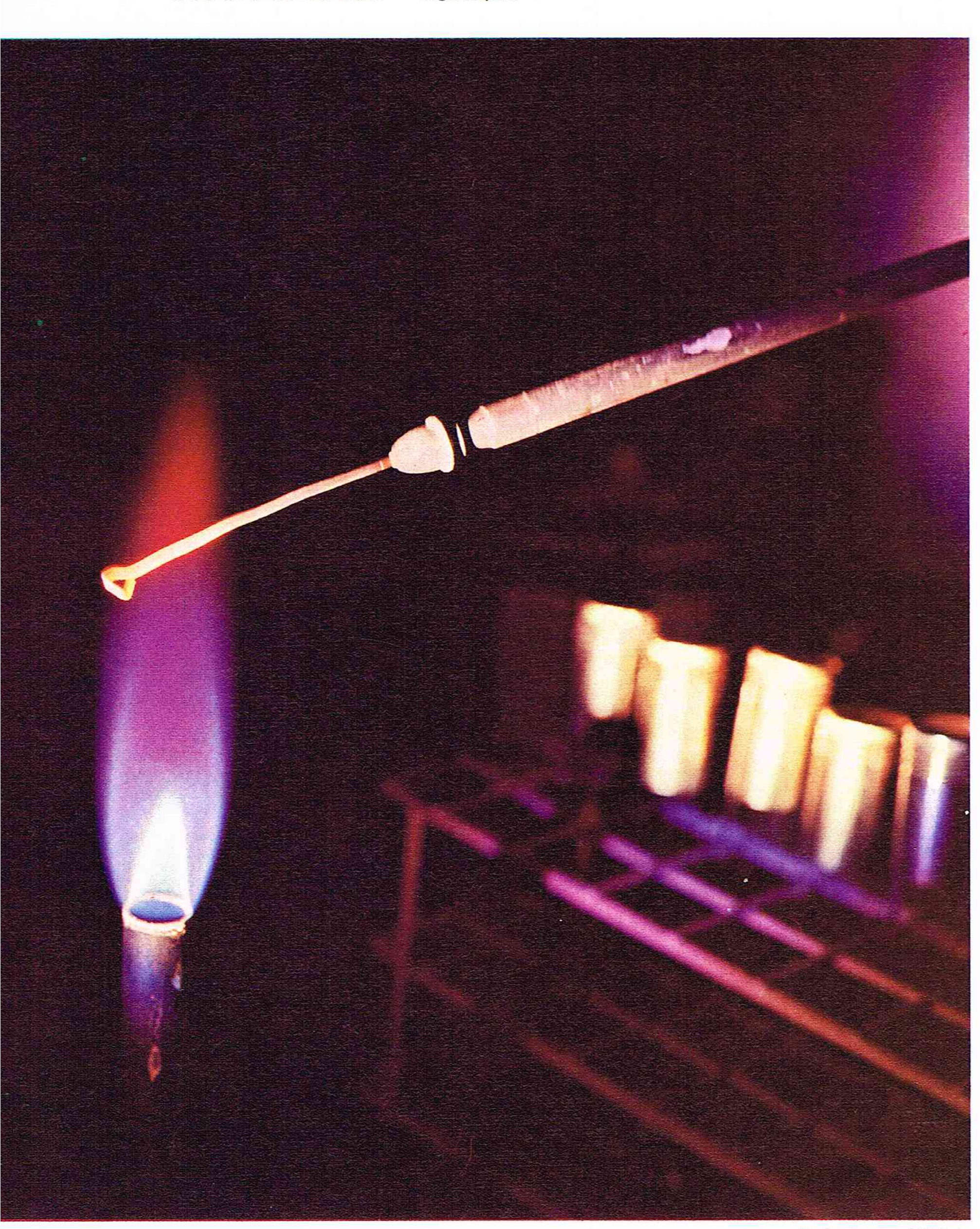
b) Les Rhizobiacées fixent l'azote lorsqu'elles vivent en symbiose avec les Légumineuses. La forme « bactéroïde » dans le nodule est cependant seule capable d'utiliser l'azote atmosphérique. La forme libre consomme l'azote organique.

Le métabolisme de réduction de l'azote met en jeu une nitrogénase contenant du fer et du molybdène. Une protéine spéciale, la ferredoxine, intervient dans le transfert des électrons. Les nodules des Légumineuses contiennent une hémoglobine (la léghémoglobine) dont le rôle encore mal connu est cependant essentiel dans la fixation de l'azote. La famille des Rhizobiacées regroupe encore deux genres très différents *(Agrobacterium* et *Chromobacterium)*. *Chromobacterium violaceum* donne des colonies pigmentées en violet et vit dans le sol. *Agrobacterium tumefaciens* est l'agent du cancer végétal. Après une infection par cette Bactérie, les cellules végétales se divisent d'une manière anarchique en engendrant des tumeurs qui peuvent se greffer sur une plante saine et induire un nouveau cancer. C'est une véritable transformation tumorale assez comparable à celle observée pour les cellules animales sous l'action de certains Virus.

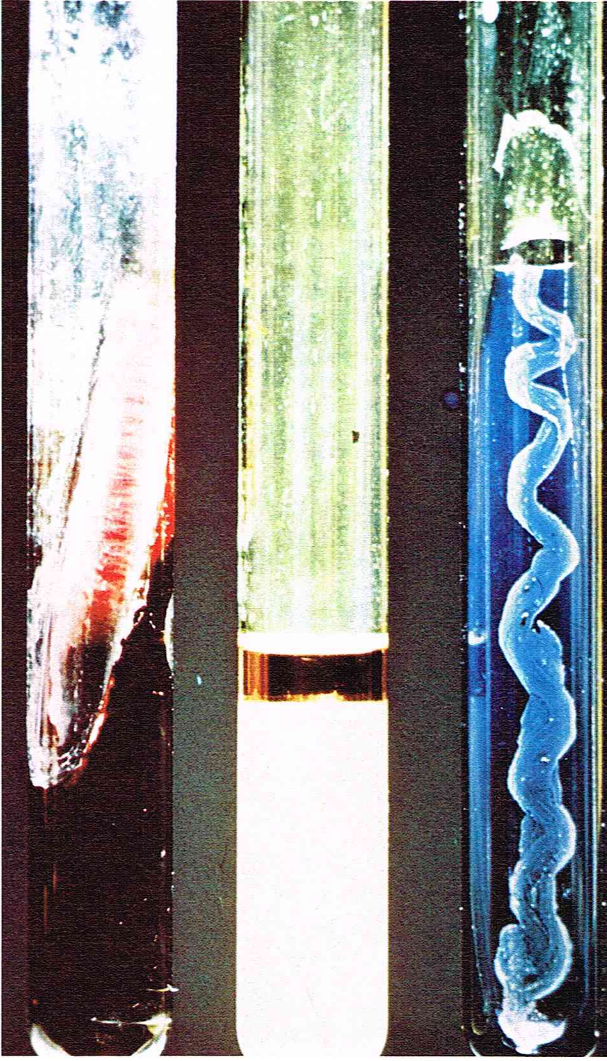
c) Les Achromobactériacées sont des saprophytes ou des parasites qui attaquent les sucres en aérobiose. Le genre *Acinetobacter* peut devenir en milieu hospitalier un parasite humain redoutable.

d) Les Entérobactériacées se caractérisent par le fait qu'elles fermentent le glucose avec ou sans dégagement de gaz ($CO_2 + H_2$) et réduisent les nitrates en nitrites. Ces Bactéries, abondantes dans le tube digestif des Mammifères, sont parfois très pathogènes. Ce groupe est bien étudié car dans toute recherche d'hygiène (hygiène de l'eau, des aliments, etc.), la présence d'Entérobacté-

▼ Afin d'éviter l'ensemencement de germes autres que ceux qui doivent être étudiés, il faut stériliser le matériel. Cette boucle en platine destinée à prélever des Bactéries pour les inoculer dans un milieu de culture est préalablement présentée à la flamme d'un bec de Bunsen.



P. Castano - I.G.D.A.



P. Castano - I.G.D.A.

Pour connaître les propriétés biologiques et le pouvoir pathogène d'une Bactérie, l'observation au microscope ne suffit pas, il faut l'isoler en culture pure puis l'inoculer à des Animaux d'expérience. Cultures en tubes à essais sur substrats divers de **Salmonella paratyphi B.**

riacées est souvent un indice de contamination fécale.

Les *Escherichia coli* sont les agents de la colibacillose et des gastroentérites infantiles, les *Klebsiella* de certaines infections respiratoires. Les *Proteus* peuvent provoquer des septicémies, les *Salmonella (S. typhi, S. paratyphi A et B, S. typhimurium)* sont les Bactéries responsables des salmonelloses dont la typhoïde est la plus connue. A côté de ces pathogènes des Animaux, les *Pectobacterium* sont parasites des Végétaux, agents des pourritures, grâce à leurs pectinases hydrolysant les pectines, ciment intercellulaire des plantes supérieures.

e) Les Brucellacées sont de tout petits bâtonnets ou coccobacilles parasites des Animaux. La maladie se transmet facilement à l'homme. Certains exigent pour être cultivés plusieurs facteurs de croissance et sont habituellement entretenus sur des milieux organiques complexes (sang, sérum sanguin). Très souvent, une atmosphère riche en CO_2 (10 %) stimule leur développement.

Les *Brucella* sont responsables de la fièvre de Malte, les *Yersinia* de la peste, *Francisella tularensis* de la tularémie des rongeurs, *Bordetella pertussis* de la coqueluche, *Haemophilus ducreyi* d'une maladie vénérienne (le chancre mou). Les *Moraxella* déclenchent des conjonctivites, des septicémies et des méningites. Tous sont donc des agents pathogènes redoutables pour l'homme et pour les Animaux.

f) Chez les Bactéroïdacées, on rencontre aussi des espèces pathogènes comme le *Sphaerophorus necrophorus*, ou des saprophytes. Ces Bactéries sont anaérobies. Les cellules sont très polymorphes et exigent pour leur croissance des liquides biologiques (sang, par exemple).

g) Les formes cellulaires sphériques (coques Gram négatifs) appartiennent à la famille des Neissériacées, et sont parasites des Mammifères. Les deux plus importants représentants sont : *Neisseria gonorrhoeae* ou gonocoque agent de la blennorragie; *Neisseria meningitidis* ou méningocoque agent de la méningite cérébrospinale.

2) *Les Gram positifs*. Ils comprennent : les Micrococcacées, Lactobacillacées, Propionibactériacées, Corynébactériacées, Bacillacées.

a) Les cocci Gram positifs sont regroupés dans la famille des Micrococcacées. Les *Sarcina* anaérobies sont abondants dans les sols, les *Micrococcus* sont aérobies stricts, alors que les *Staphylococcus* sont aérobies-anaérobies facultatifs. Les staphylocoques sont saprophytes, ou pathogènes. Les staphylocoques pathogènes possèdent des enzymes caractéristiques (coagulase, désoxyribonucléase et phosphatase). Toutefois, sans être forcément pathogènes, les staphylocoques libèrent dans le milieu des entérotoxines thermostables qui peuvent déclencher des toxiinfections alimentaires graves.

b) La famille des Lactobacillacées se caractérise par le fait que ses espèces fermentent le lactose avec production d'acide lactique. Microaérophiles ou anaérobies, elles sont en général immobiles (sauf les espèces marines).

Les formes sphériques peuvent être groupées par deux *(Diplococcus)* ou en chaînette *(Streptococcus)*. Les formes bacillaires sont les *Lactobacillus*.

Parmi les formes sphériques, certaines sont pathogènes (*Streptococcus pyogenes, Streptococcus* des mammites, *Diplococcus pneumoniae* ou pneumocoques), d'autres sont saprophytes (streptocoques fécaux).

Physiologiquement, ces formes coques peuvent être divisées en deux groupes; les anaérobies obligatoires *(Peptostreptococcus)* et les anaérobies facultatifs ou microaérophiles, tels les *Diplococcus*, les *Streptococcus* et les *Pediococcus* qui fermentent le lactose sans dégager de gaz (on les dit homofermentaires). Les anaérobies facultatifs qui libèrent du gaz au cours de la fermentation du lactose sont les *Leuconostoc* (hétérofermentaires).

Parmi les *Lactobacillus*, les anaérobies stricts sont les *Eubacterium* et *Catenabacterium*. Les aérobies-anaérobies facultatifs sont soit homofermentaires thermophiles *(L. acidophilus, L. bulgaricus)* ou mésophiles *(L. casei, L. plantarum)*, soit hétérofermentaires *(L. fermenti, L. viridescens)*.

Les streptocoques lactiques et les lactobacilles jouent un rôle très important pour l'alimentation humaine. Ils interviennent dans toutes les fermentations lactiques (saucisson, choucroute, produits laitiers et fromages). Ils synthétisent les substances aromatiques responsables des arômes des produits laitiers *(St. diacetilactis, Leuconostoc citrovorum)*.



Archives I.G.D.A.



◀ ▲ **Flavobacterium.**
Colonies obtenues après isolement et étalement.

c) Les Propionibactériacées sont très voisines des Lactobacillacées, mais produisent des acides propionique et acétique en même temps que l'acide lactique. Elles interviennent dans l'élaboration de certains fromages (trous de l'emmental, du gruyère) et dans la synthèse de la vitamine B12 en fermentation industrielle.

d) Le groupe des Corynébactériacées est très hétérogène. Les cellules se présentent souvent sous la forme de bacilles renflés en forme de massue. Après la division cellulaire, elles se disposent parfois en palissade. Ce groupe joue un faible rôle dans la fermentation des sucres.

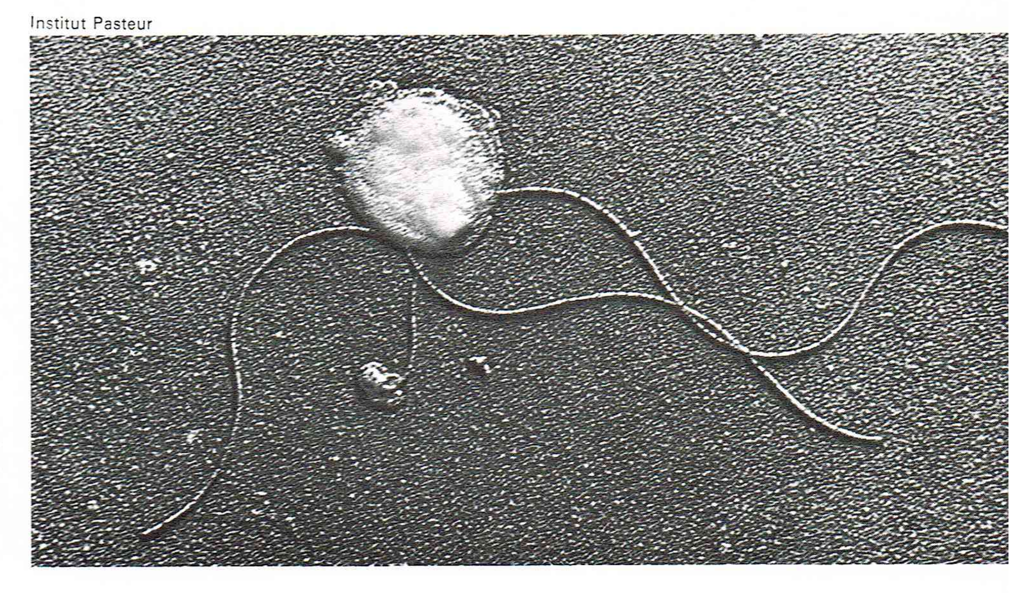
Elles vivent dans le sol (et dégradent la cellulose), dans les produits lactés *(Microbacterium, Arthrobacter)*, ou sont parasites des Végétaux *(Corynebacterium sepedonicum)*, d'Animaux et de l'homme (*Erysipelothrix*, agent du rouget du porc, *Listeria monocytogenes*, des méningites; *Corynebacterium diphteriae*, de la diphtérie).

e) Les Bacillacées, seule famille de sporulées, se caractérisent par l'existence d'endospores dont nous avons défini les caractéristiques. Les organismes aérobies sont des *Bacillus*, les anaérobies des *Clostridium* ou des *Plectridium*.

Dans le genre *Bacillus*, nous citerons le *B. subtilis* que l'on observe dans les infusions de foins, le *B. anthracis* pathogène pour les Mammifères et l'homme (maladie du charbon), le *B. thuringiensis* qui synthétise au moment de la sporulation une toxine insecticide puissante. Les *B. larvae, B. popilliae, B. lentimorbus*, sont pathogènes pour les Insectes.

Chez les *Clostridium*, le *Cl. perfringens* provoque des septicémies et la gangrène gazeuse. Le *Cl. botulinum*

Institut Pasteur



▼ ***Vibrion cholérique, cliché obtenu au microscope électronique avec un grossissement de 50 000.***



▲ ***Les nodosités des Légumineuses sont le résultat d'une association à bénéfice réciproque entre la plante et des Bactéries du genre* Rhizobium *: la Légumineuse fournissant le carbone organique, la Bactérie des molécules azotées synthétisées à partir de l'azote gazeux.***

est à l'origine du botulisme. Un grand nombre de *Clostridium* sont des saprophytes du sol et dégradent les polysaccharides végétaux. Certains peuvent même fixer l'azote atmosphérique.

Plectridium tetani est un pathogène redoutable, agent du tétanos.

Les Bacillacées posent d'innombrables problèmes aux industries de la conserverie alimentaire. En effet la présence d'endospores thermorésistantes impose des températures de stérilisation très élevées.

Actinomycétales

Les cellules tendent à se ramifier en formant un mycélium plus ou moins différencié. La plupart des espèces vivent dans le sol ou moins fréquemment dans les eaux douces. Quelques-unes sont pathogènes. Plusieurs produisent des antibiotiques. La nouvelle classification définie par Cross et Goodfellow dénombre les familles suivantes : Actinomycétacées, Actinoplanacées, Dermatophilacées, Frankiacées, Micromonosporacées, Mycobactériacées, Nocardiacées, Streptomycétacées, Thermoactinomycétacées, Thermomonosporacées.

a) Les Actinomycétacées, non acido-alcoolo-résistantes, sont fréquemment anaérobies. Le mycélium est peu évolué. Les Actinomycètes sont les agents des actinomycoses chez les bovins et l'homme. Ces maladies affectent les tissus conjonctifs et sous-cutanés *(A. israeli)*. *Bifidobacterium* est chez l'être humain un hôte fréquent de l'intestin, du vagin et de la bouche, mais colonise également le rumen des bovins.

b) Les Actinoplanacées se caractérisent par l'existence d'un véritable mycélium portant des spores de multiplication enfermées dans un sporange. Fréquents dans les sols, les genres *Actinoplanes, Ampullariella, Pilimelia* développent un mycélium intramatriciel qui ne se fragmente pas et ne forme pas de mycélium aérien. Dans les genres *Spirillospora* ou *Streptosporangium* le mycélium aérien porteur des sporanges apparaît bien différencié. Les spores sont parfois mobiles *(Actinoplanes, Spirillospora)*.

c) Le mycélium des Dermatophilacées se réduit après septation longitudinale et transversale en élément plus ou moins allongé qui constitue des zoospores de multiplication possédant une touffe de cinq à sept flagelles. Ces Actinomycétales sont des pathogènes du bétail et déclenchent des maladies de la peau.

d) Comme les Rhizobiacées (Eubactériales), les Frankiacées sont des Bactéries symbiontes des plantes autres toutefois que les Légumineuses. Symbiontes obligatoires, les espèces appartenant à l'unique genre *Frankia* sont des hôtes des plantes suivantes : *Alnus* (aulne), *Eleagnus, Coenothus, Myrica, Casuarina, Dryas*. L'endophyte est capable de survivre dans le sol, mais dans des nodules racinaires peut fixer l'azote atmosphérique.

e) La famille des Micromonosporacées ne forme pas de mycélium aérien, mais sur un mycélium intramatriciel bien développé apparaissent des conidies (aleuriospores) isolées et terminales sur un petit conidiophore. Ce groupe est très fréquent dans les sols.

f) Les Mycobactériacées représentent incontestablement le groupe le plus dangereux pour les Mammifères. Le mycélium est rudimentaire ou même absent. Les cellules acido-alcoolo-résistantes sont souvent bacilliformes. Aucune espèce n'est capable de sporuler. Le *Mycobacterium tuberculosis* ou bacille de Koch est responsable de la tuberculose chez l'homme *(M. hominis)* et chez les bovins *(M. bovis)*. Une espèce *(M. avium)* est pathogène pour les Oiseaux. Le *M. leprae* ou bacille de Hansen, très proche des espèces précédentes, provoque la lèpre.

g) Les Nocardiacées, très comparables aux Mycobactériacées, forment un mycélium qui se fragmente en éléments de multiplication (arthrospores) et sont les agents de nombreuses actinomycoses, attaquant les tissus sous-cutanés et même osseux.

h) Les Streptomycétacées comprennent essentiellement le genre *Streptomyces* aérobie. Ces Actinomycètes très fréquents dans les sols forment un mycélium intramatriciel qui ne se fragmente pas en spore, mais qui porte des hyphes aériennes fructifères. Les spores naissent en chaînes.

Une espèce pathogène, le *Streptomyces scabies*, provoque la gale commune de la pomme de terre. De nombreuses espèces produisent des vitamines comme *S. griseus* qui fabrique de la vitamine B_{12} ; d'autres servent à la production industrielle d'antibiotiques remarquables.

Le *S. aureofaciens* élabore, par exemple, la chlortétracycline ou auréomycine; celle-ci est active contre un grand nombre de germes. L'amphotéricine B est produite par *S. nodosus*, la blasticidine par *S. griseochromogenes*, la cycloheximide par *S. griseus*, la cyclosérine par *S. orchidaceus*, l'érythromycine par *S. erythreus*. *Micromonospora purpurea* synthétise la gentamicine, *Streptomyces kanamycetis*, la kanamycine, *S. noursei*, la nystatine, *S. antibioticus*, l'oléandomycine, *S. griseus*, la streptomycine.

Les antibiotiques, selon les concentrations utilisées, bloquent la croissance ou même détruisent les micro-organismes. Les mécanismes d'action sont cependant fort différents. Certains, tels que la cyclosérine, la vancomycine, ou la novobiocine, empêchent la synthèse de la paroi bactérienne, d'autres (nystatine) détruisent la membrane cytoplasmique. Les synthèses protéiniques sont inhibées par le chloramphénicol, l'auréomycine, la puromycine et l'érythromycine. C'est à la synthèse des acides nucléiques que s'attaquent les mitomycines et les actinomycines.

i) Les Thermonosporacées sont des organismes formant un mycélium intramatriciel et aérien porteur de

spores isolées. A la différence des Streptomycétacées, le mycélium intramatriciel peut se fragmenter.

j) Les Thermoactinomycétacées différencient un mycélium aérien porteur de spores isolées et terminales comme les *Micromonospora,* mais, à la différence de ce germe, se développent à des températures élevées de 50 à 65°.

Caryophanales

Les Caryophanales sont des organismes disposés en trichomes (filaments pluricellulaires). Chaque cellule contient un « noyau », visible dans les cellules vivantes, se présentant sous l'aspect d'un corpuscule central ou d'un disque annulaire. Présents dans les eaux douces, on les rencontre également dans l'intestin des Arthropodes et dans la matière organique en décomposition. Plusieurs genres sont mobiles et les cellules ont alors une ciliation péritriche.

Flexibactériales

Ces Bactéries ne forment pas de spores et sont mobiles par glissement sur le substrat. Elles sont finalement très voisines des Cyanophycées.

Citons le genre *Beggiatoa* qui oxyde le H_2S en soufre pour se procurer de l'énergie. Les *Vitreoscilla* sont hétérotrophes, et les *Flexithrix* vivent en milieu marin.

Myxobactériales

Les Myxobactériales sont de curieuses Bactéries qui par leurs colonies édifient des structures pluricellulaires rappelant les Champignons Myxomycètes ou les Acrasiales. Elles se présentent sous la forme de bacilles incolores non flagellés et se meuvent par glissement sur les surfaces solides. Les cellules se groupent souvent en « essaims » aplatis envahissant rapidement la surface du substrat par mouvements actifs des cellules situées à leur périphérie. Les formes de résistances (kystes) sont situées dans des structures volumineuses dénommées fructifications. Celles-ci sont soit des groupements de formes de résistances englobées dans une masse visqueuse, soit des ensembles de kystes portés par des tiges muqueuses simples ou ramifiées. Les Myxobactéries sont des hôtes caractéristiques du sol. *Chondrococcus columnaris* est pathogène pour les Poissons.

Spirochétales

L'ordre des Spirochétales est constitué par des Bactéries à diamètre très faible (1 μ) spiralées, et souvent très longues : de 30 à 500 μ pour les Spirochétacées, et de 4 à 16 μ pour les Tréponématacées.

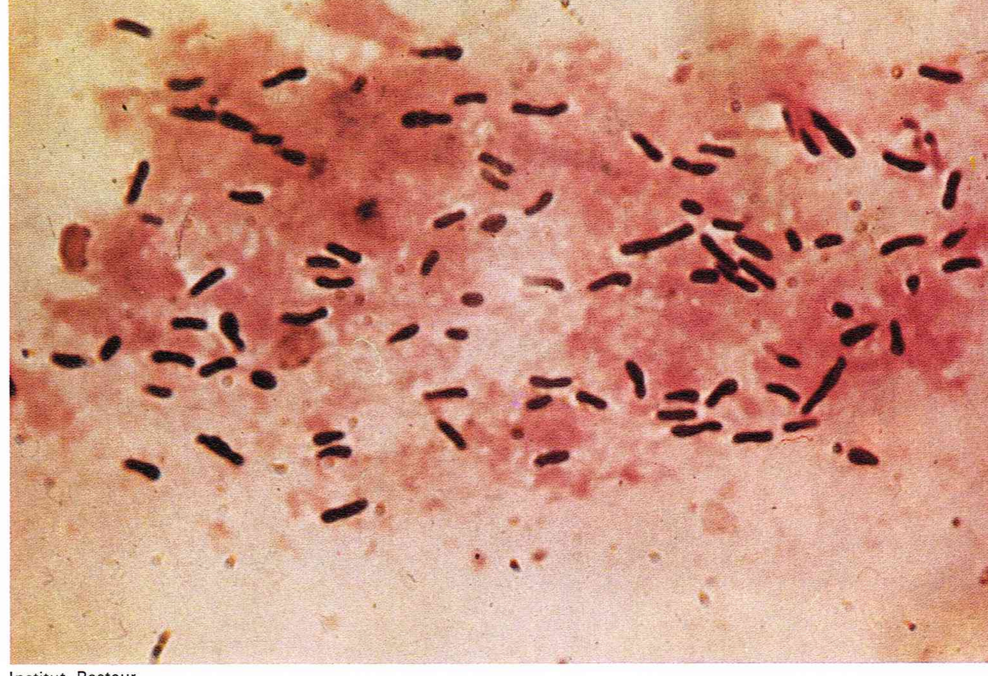
La cellule est mobile, flexible et effilée aux deux extrémités. Les mouvements sont rapides et s'effectuent par rotation autour de l'axe longitudinal. Des fibrilles intracellulaires assurent la contraction du cytoplasme.

Dans ce groupe, on rencontre des formes aquatiques libres, saprophytes ou vivant dans le tube digestif des Mollusques Lamellibranches. *Treponema pallidum* est l'agent de la syphilis ; *Borrelia recurrentis* est responsable de la fièvre récurrente dont l'agent vecteur est le pou ; *Leptospira ictero hemorragiae* provoque la spirochétose ictéro-hémorragique transmise par des eaux contaminées par des déjections de rats infectés.

Rickettsiales

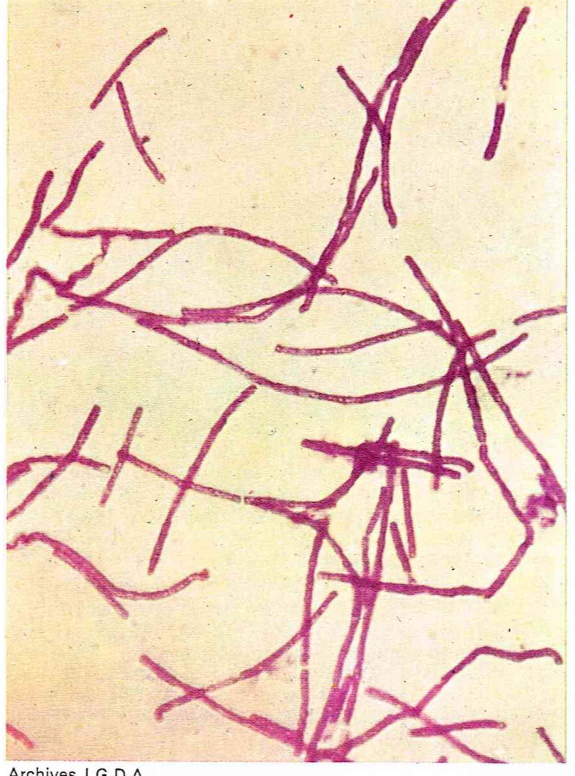
Ces microorganismes doivent être classés en dehors des Bactéries que nous venons d'étudier. Ce sont des microorganismes parasites obligatoires intra- ou extracellulaires.

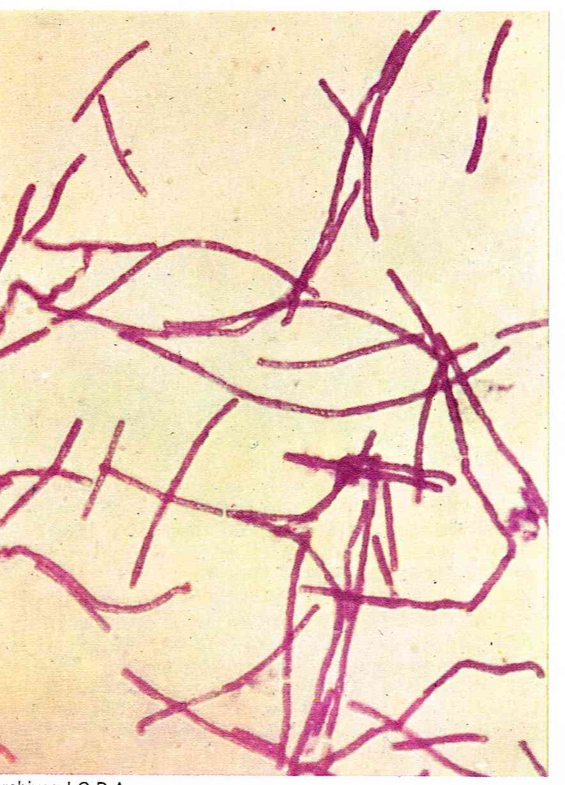
Les cellules sont de très petite taille (0,3 μ de diamètre) et traversent les filtres habituellement utilisés pour retenir les Bactéries. Leur comportement est donc comparable à celui des Virus et pour cette raison les auteurs avaient longtemps classé ces microorganismes parmi les Virus. Ils s'en distinguent pourtant radicalement par le fait que les cellules contiennent toujours de l'acide désoxyribonucléique (ADN) et de l'acide ribonucléique (ARN). Les Virus, au contraire, sont soit à ARN, soit à ADN.



Institut Pasteur

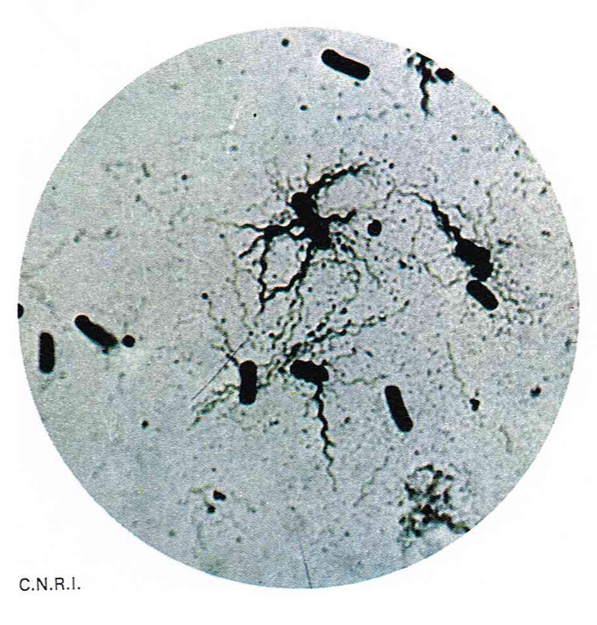
▲ **Corynebacterium diphteriae,** ***agent de la diphtérie, se présente sous forme de bâtonnets longs de 2 à 6 μ.***





Archives I.G.D.A.

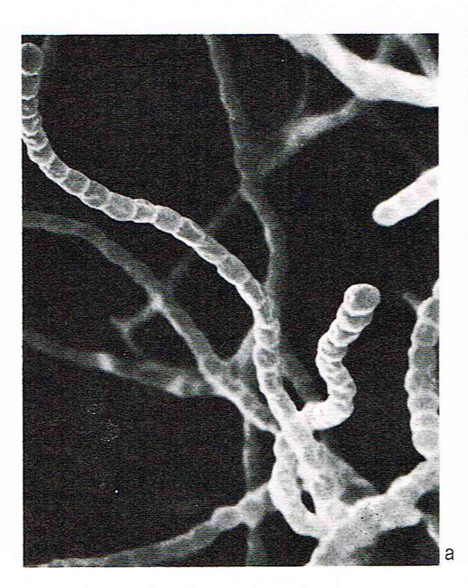
◀ **Bacillus anthracis,** ***agent du charbon, comme toutes les Bacillacées se caractérise par la présence d'endospores. Il est aérobie.***

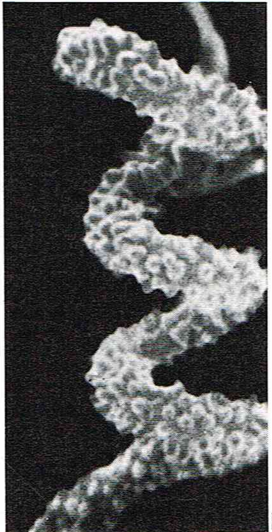


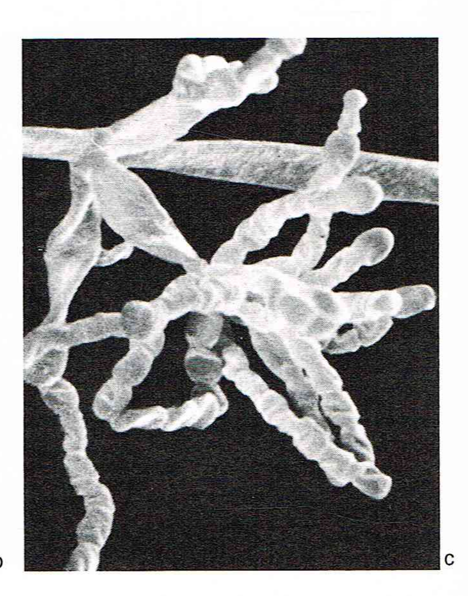
C.N.R.I.

◀ **Clostridium septicum,** ***responsable de la gangrène gazeuse et d'autres accidents pathogènes.***

▶ Streptomyces fradiae *(a) (× 4 650)*, Streptomyces viridochromogenes *(b)*, Streptoverticillium cinnamomeum *(c) (× 5 000). Clichés dus à l'obligeance du professeur Baldacci.*







Leur parasitisme obligatoire est dû au fait qu'ils manquent d'un métabolisme énergétique convenable. La membrane cytoplasmique est très perméable et peut laisser perdre des molécules indispensables pour la cellule (acides aminés).

Coxiella burnettii est l'agent de la fièvre Q des bovins et de l'homme. Les *Chlamydia* provoquent le trachome et la psittacose, les *Bartonella* sont parasites des hématies de nombreux Mammifères. Le typhus est une maladie redoutable due à *Rickettsia prowaseki*.

Mycoplasmatales ou Mollicutes

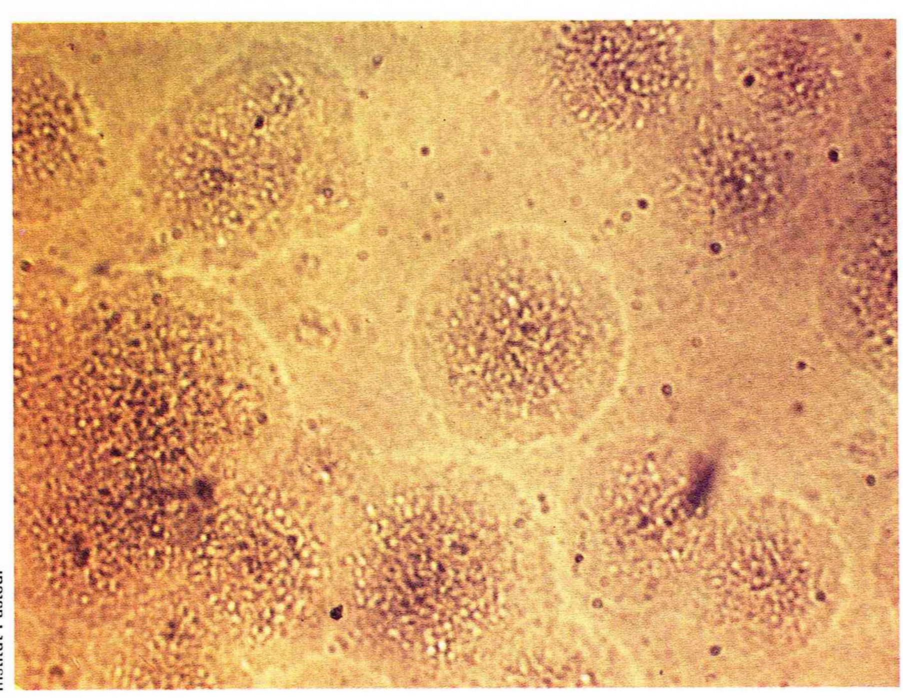
Ces organismes (autrefois appelés PPLO : *Pleuropneumoniae like organisms*) très pléomorphes sont très fragiles car ils ne possèdent pas de paroi. Le cytoplasme n'est protégé que par la membrane cytoplasmique très sensible aux chocs osmotiques. Ils peuvent se cultiver dans des milieux riches dont les caractéristiques physiques doivent être définies avec précision. Les colonies sont alors très petites et dites « en œuf sur le plat ». Les *Mycoplasma* exigent souvent pour leur croissance un stéroïde et des protéines sériques.

Les *Mycoplasma* déclenchent de nombreuses maladies chez les Animaux (pleuro-pneumonie des Bovidés) et chez les Végétaux. Depuis 1967, les *Mycoplasma* ont été élevés au rang de classe dite des *Mollicutes*.

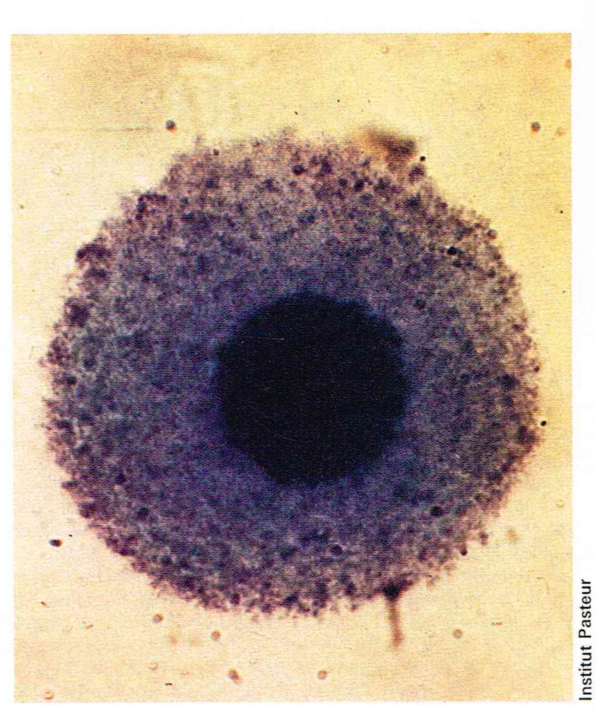
BIBLIOGRAPHIE

BERGEY D. H., *Manual of Determinative Bacteriology*, Williams et Wilkins, Baltimore, 1957. - GOULD G. W. et HURST A., *The Bacterial Spore*, Ac. Press, 1969. - LAMBIN S. et GERMAN A., *Précis de microbiologie*, Masson, 1969. - LARPENT J.-P., *De la cellule à l'organisme, Monographies de botanique et de biologie végétale*, Coll. P. Champagnat, Masson, 1970. - LARPENT J.-P., *Microbiologie pratique*, Hermann, Coll. Méthodes, 1970 - LECHEVALLIER H. A. et PRAMER D., *The Microbes*, J. B. Lippincott Cy, Philadelphie. - NORRIS J. R. et RIBBONS D. W., *Methods in Microbiology*, Acad. Press., tome I, 1969, tome VI, 1971. - PRÉVOT A. R., *Traité de systématique bactérienne*, Dunod, 1961. - SENEZ J.-C., *Microbiologie générale*, Doin, 1968. - SIMON P. et MEUNIER R., *Génie biochimique et Microbiologie industrielle*, Masson, 1970. - STANIER R. Y., DOUDOROFF M. et ADELBERG. E. A., *The Microbial World*, 3e Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs H.J., 1970. - SYKES G. et SKINNER F. A., *Actinomycetales*, Ac. Press, 1973. - WAKSMAN S. A., *The Actinomycetes, A Summary of Current Knowledge*, New York, Ronald Press, 1967.

▼ Mycoplasma arthritidis *(à gauche)*. Mycoplasma pulmonis *(à droite). Ces organismes dépourvus de paroi sont désormais isolés des Bactéries et forment la classe des Mollicutes (1967).*



Institut Pasteur



Institut Pasteur



Richard Colin-Topin

▲ *Les Cyanophycées ont une distribution géographique très vaste. Elles vivent aussi bien dans les eaux salées que dans les eaux douces et certaines espèces parviennent à supporter des températures extrêmes, puisqu'on en retrouve dans les eaux thermales très chaudes ou même sur la neige.*

CYANOPHYCÉES

Les Cyanophycées sont des Procaryotes que l'on appelle aussi Algues bleues ou Schizophycées, ou Myxophycées. Ce sont des organismes autotrophes, c'est-à-dire capables d'utiliser le gaz carbonique et l'eau, sous l'action de la lumière qui constitue la source d'énergie, et d'effectuer ainsi la synthèse des hydrates de carbone.

Cytologie

Les cellules montrent une teinte homogène allant, suivant les espèces, du bleu acier au rouge en passant par le bleu-vert (bleu canard) et le violet. Cette couleur varie suivant les proportions de la chlorophylle verte, des biliprotéides bleu et rouge et des caroténoïdes orangés (xanthophylles variées et β carotène).

Au microscope optique, on reconnaît une zone périphérique colorée ou *chromoplasma* et une zone centrale incolore ou *centroplasma*. Le microscope électronique montre dans le chromoplasma des lamelles doubles ou *thylacoïdes* qui sont les organites photosynthétiques; ils portent les granules de chlorophylle a. Les grains de biliprotéides sont localisés dans l'espace séparant les thylacoïdes. Cette structure rappelle celle des plastes des Algues et des Végétaux supérieurs, mais, chez les Cyanophycées, il n'y a pas de membrane plastidiale spécialisée.

Les thylacoïdes, outre la photosynthèse, ont d'autres fonctions : respiration et, chez certaines espèces, fixation de l'azote atmosphérique. Cette dernière propriété a fait utiliser aux Indes certaines Cyanophycées *(Anabaena* et *Nostoc)* comme engrais vert au même titre que les Légumineuses.

Le *centroplasma* (ou nucléoplasma) fait fonction de noyau et renferme de l'acide désoxyribonucléique colorable par les réactifs classiques (hématoxyline et Feulgen) et visible en microscopie électronique sous forme de fines aiguilles de 25 Å.

Cependant le centroplasma n'est pas limité par une membrane spéciale, il ne possède pas de nucléole et lors de la division n'apparaissent ni chromosomes ni fuseau. La cellule renferme de plus de nombreuses inclusions : ribosomes riches en ARN, grains de cyanophycine (réserve protéique), polyphosphates (ou volutine), globules lipidiques, grains de polyglucoside voisin du glycogène. Quelques Cyanophycées planctoniques possèdent de plus des pseudo-vacuoles gazeuses, faisceau de petits cylindres creux à extrémités coniques de 0,074 μ de diamètre et de longueur variable : 0,2 à 1 μ.

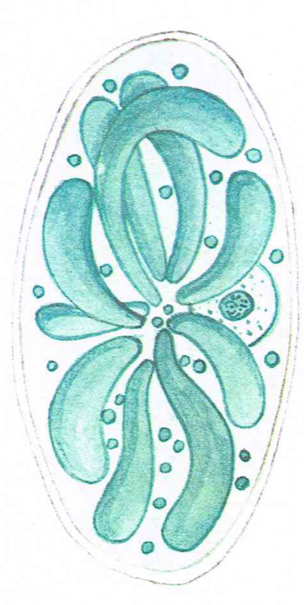
Les cellules sont entourées d'une fine membrane souvent doublée par une gaine épaisse mucilagineuse riche en caroténoïdes. Le microscope électronique permet de reconnaître trois ou quatre couches dans la membrane : la plus interne renferme des mucopeptides. Chez les espèces filamenteuses mobiles, une ceinture de pores entoure les cloisons intercellulaires.

Chez de nombreuses Cyanophycées filamenteuses, on observe des cellules particulières à membrane épaisse, à pores apicaux marqués et à contenu jaune homogène : les *hétérocystes,* qui ne se divisent pas et ont l'aspect de cellules mortes. Leur ultrastructure est bien différente de celle des autres cellules, cependant ce sont des cellules vivantes qui ont conservé leur activité respiratoire tandis qu'elles ont perdu leur pouvoir photosynthétique et celui de fixer l'azote de l'air. Dans certains cas, on observe, de plus, une germination des hétérocystes qui se comportent alors comme des spores.

La cytologie des Cyanophycées se définit donc par des caractères négatifs : absence de membranes nucléaire et plastidiale; absence de mitochondries, d'appareil de Golgi, de vacuoles; absence de chromosomes; absence de sexualité et de stade flagellé.

Structure du thalle

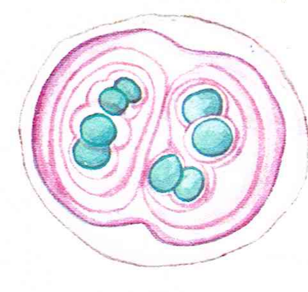
Les structures sont fort variées, des formes unicellulaires simples aux formes thalloïdes complexes du type

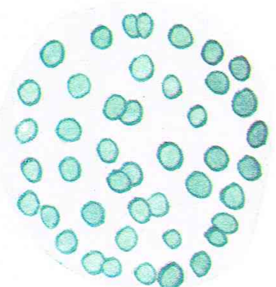


▲ **Glaucocystis nostochinearum** *(× 2 500) ; à droite : le noyau. Des endocyanelles remplacent les plastes.*

▼ *De haut en bas :* **Gloeocapsa alpina** *(× 880),* **Coelosphaerium kuetzingianum** *(× 1 500),* **Merismopedia glauca,** *colonie tabulaire (× 930).*

Richard Colin-Topin







cladomien (voir plus loin la définition de ces termes).

Chez les *Chroococcales,* nous trouvons des *archéthalles,* paquets irréguliers de cellules parfois orientées en files ; chez les *Chamæsiphonales,* le thalle est réduit à un sporocyste unicellulaire. Les *Pleurocapsales* et quelques *Stigonématales* forment des *protothalles* avec filaments rampants et filaments dressés. Les *Stigonématales* les plus évoluées ont parfois des cladomes avec une file de cellules axiales centrales entourées d'un manchon de cellules péricentrales et des liaisons cytoplasmiques intercellulaires.

Chez les *Nostocales,* le thalle est réduit à un sporocyste filamenteux ou *trichome* souvent entouré d'une gaine. Les formes filamenteuses unisériées ont parfois des ramifications qui se ramènent à deux types : 1) véritables ramifications avec base en T *(Hapalosiphon),* en V ou Y *(Mastigocladus) ;* 2) fausses ramifications où le trichome perce la gaine et donne des rameaux simples *(Tolypothrix)* ou doubles, géminés *(Scytonema).* Chez les *Rivularia,* nous observerons des fausses ramifications simples, mais les trichomes s'effilent en longs poils incolores cloisonnés.

Multiplication et reproduction

Les Cyanophycées se reproduisent par simple division végétative et par spores : spores unicellulaires (coccospores) ou pluricellulaires (hormogonies ou hormospores).

Dans le cas des coccospores, la cellule mère se transforme en sporocyste, divise son contenu et libère des *endospores (Pleurocapsa).* Parfois le sporocyste s'ouvre précocement et libère un chapelet d'*exospores (Chamaesiphon).* Les spores sont mobiles par glissement ou reptation mais ne possèdent jamais de flagelle.

Les *akinètes (Nostoc* ou *Anabaena)* sont des spores durables, unicellulaires, simples cellules qui se chargent de réserves, augmentent de taille, s'entourent d'une membrane épaisse et germent en un nouveau thalle.

La reproduction sexuée est inconnue, cependant certaines cultures laissent présager l'existence de combinaisons parasexuelles analogues à celles décrites chez les Bactéries.

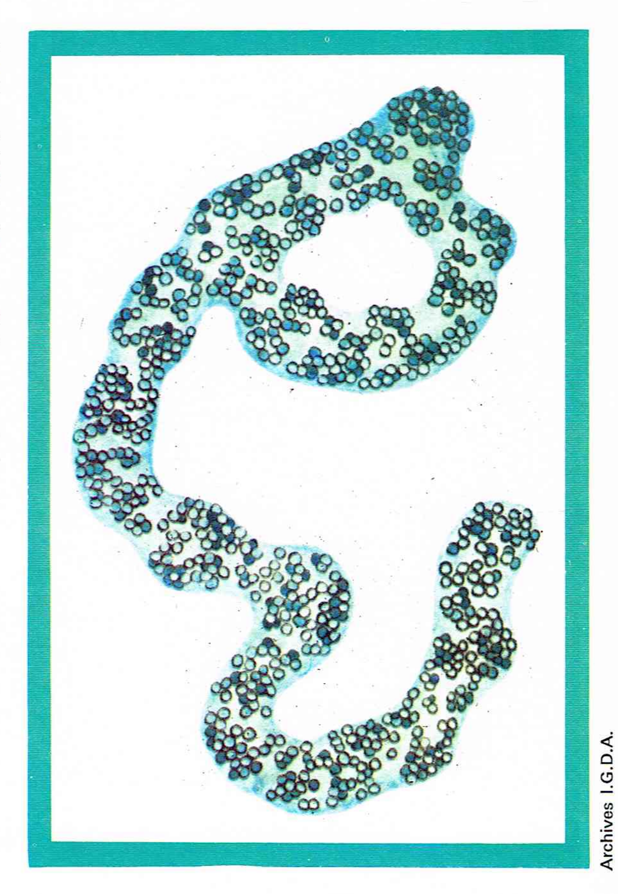
Biologie et écologie

Les Cyanophycées ont une distribution géographique très vaste ; elles vivent dans les eaux salées ou saumâtres où elles font partie du benthos et du plancton ainsi que dans les eaux douces, les étangs, les mares et les fossés. Certaines espèces se développent sur les troncs humides, les feuilles, les rochers, les murs des serres sous forme d'un enduit visqueux vert bleuté ou d'une pellicule gélatineuse.

Les Algues bleues sont pour la plus grande part autotrophes mais peuvent souvent devenir saprophytes. Quelques-unes, appartenant aux genres *Nostoc, Calothrix* et *Anabaena,* assimilent l'azote atmosphérique : c'est grâce à elles et surtout aux Bactéries des genres *Azotobacter, Clostridium* et *Rhizobium,* que le sol se trouve pourvu de l'azote nécessaire à la croissance des plantes.

Les Algues bleues sont parfois des symbiotes d'autres Végétaux, inférieurs ou supérieurs, de Protozoaires. Elles remplacent des chloroplastes dans les *Glaucocystis,* Algues unicellulaires et incolores. Certaines s'associent aux Rhizopodes du genre *Paulinella.* Nombreuses sont les espèces qui, en association avec des Champignons, forment des Lichens. Des *Anabaena* vivent dans les tissus des *Azolla* (fougère aquatique), et des nostocs dans ceux des lentilles d'eau et des Hépatiques. D'autres nostocs végètent dans les racines des *Cycas* ou les feuilles des *Gunnera* (Angiospermes de l'hémisphère austral). Des *Aphanocapsa* et des *Phormidium* ont été observés dans des Éponges marines et un genre proche d'*Anabaena* se rencontre souvent dans le cytoplasme des Diatomées planctoniques marines *(Rhizosolenia).* Quelques Cyanophycées *(Rivularia haematites)* peuvent fixer le calcaire et former ainsi des croûtes calcifiées dans les torrents et les cascades.

Certaines résistent à des températures élevées (jusqu'à 73-74 °C) et croissent dans les eaux thermales. Ce phénomène d'adaptation thermique poussé à ses limites extrêmes



Archives I.G.D.A.

est une des caractéristiques que les Cyanophycées partagent avec les Bactéries.

Les espèces thermophiles les plus résistantes sont *Phormidium laminosum, Aphanocapsa thermalis, Calothrix calida* et surtout les genres *Mastigocladus* et *Synechococcus.* Dans les sources chaudes carbonatées, ces

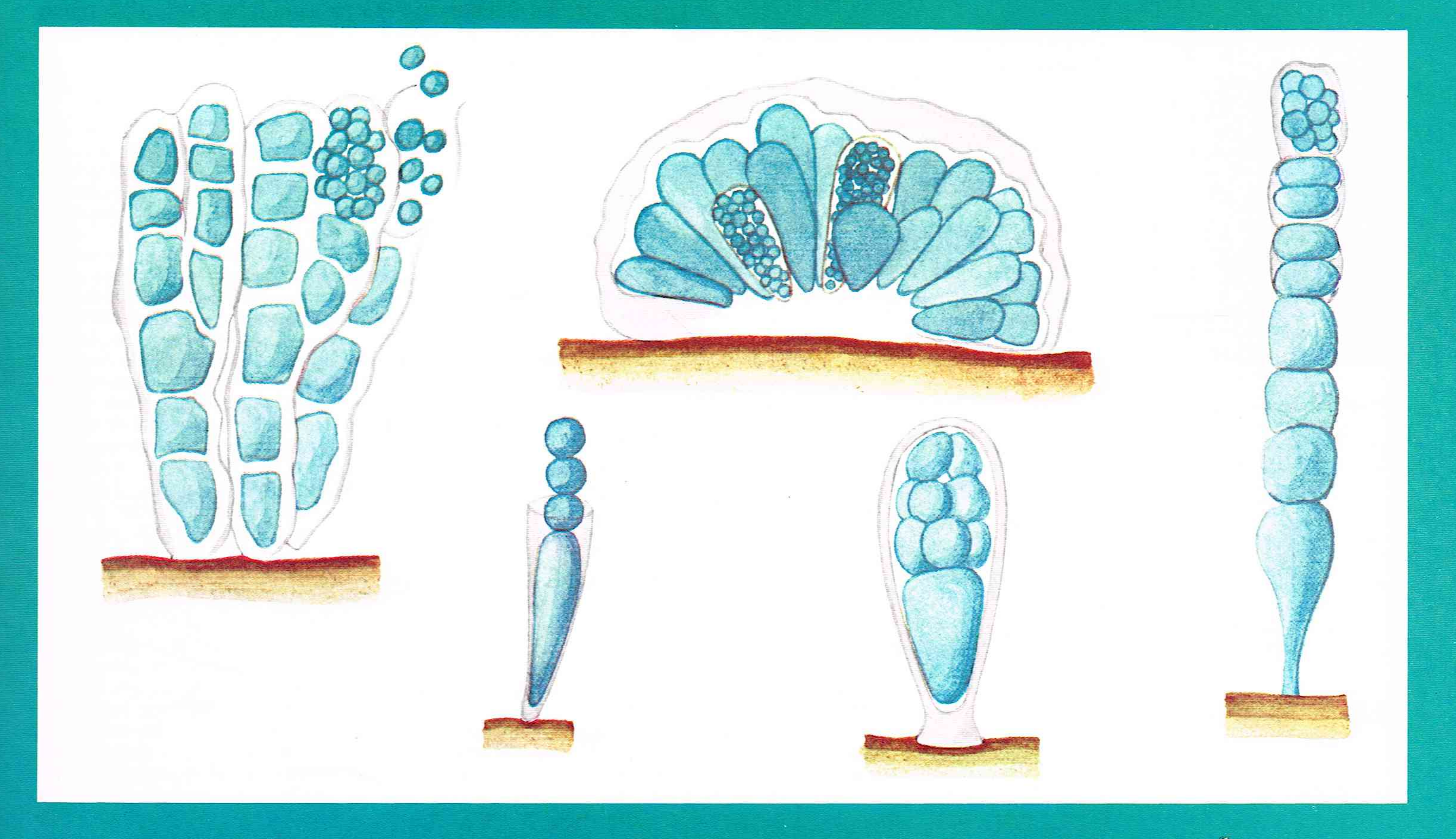


F. Magne

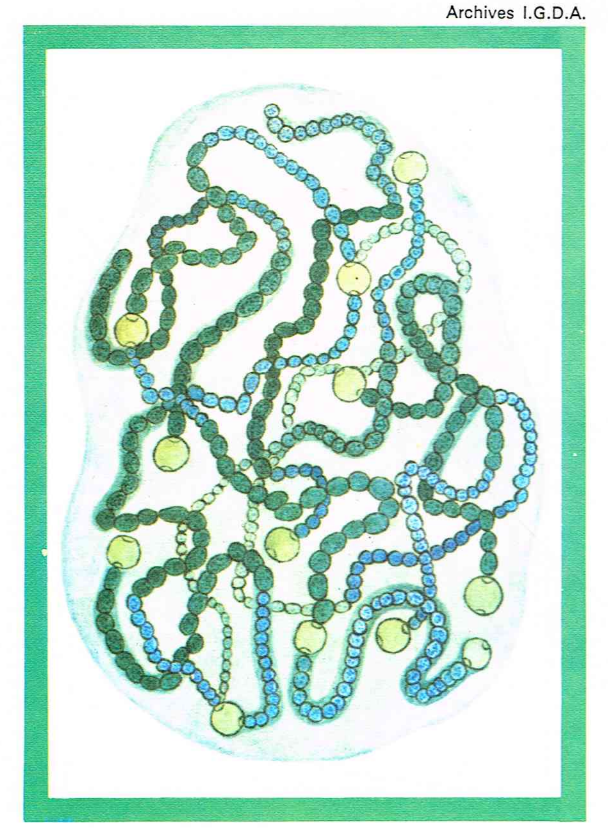
Page ci-contre :
◄ Microcystis aeruginosa.
▼ Rivularia bullata.

◄ Stigonema minutum *(à gauche × 620).* Hapalosiphon fontinalis *(à droite × 730) : axe avec deux véritables ramifications latérales.*

▼ *De gauche à droite :* Pleurocapsa minor *(× 1 800), coupe transversale d'un thalle avec, à droite, filaments sporulants;* Dermocapsa prasina *(× 850);* Chamaesiphon confervicola *(× 1 150) avec production d'exospores;* Cyanocystis *du groupe* Dermocarpella *(× 1 260) avec sporulation itérative;* Pascherinema moniliforme *(× 1 450) avec formation d'endospores (d'après Pascher).*

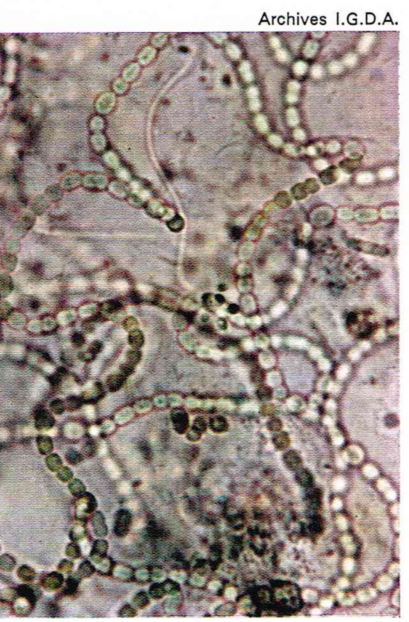


Archives I.G.D.A.



▶ *Les représentants du genre* Nostoc *(ici,* Nostoc linckia*) ont des thalles de grande taille renfermant de nombreux filaments enchevêtrés moniliformes.*

Archives I.G.D.A.



▲ *Espèce de Cyanophycée du genre* Nostoc.

Algues précipitent les sels de calcium et de magnésium et constituent ainsi des tufs et des travertins.

A l'inverse, les espèces du genre *Hyella,* grâce à leur sécrétion acide, solubilisent le carbonate de calcium des roches, des coquilles de Mollusques, et même celui des incrustations de nombreuses Algues rouges marines.

D'autres Cyanophycées peuvent vivre à des températures très basses : ce sont celles qui pullulent sur les rochers et dans les ruisseaux de haute montagne et même sur la neige.

Mais les milieux préférés des Cyanophycées sont les endroits humides, les rochers suintants, les eaux douces et le sol ; elles abondent parfois après les pluies sur ce dernier, surtout au printemps, sous forme de gelées vert bleuté foncé ou olivâtre, de masses informes, cérébroïdes, visqueuses, atteignant la taille d'un œuf (ex. : *Nostoc commune,* ou « crachat de lune »).

Celles qui vivent dans les étangs sont parfois si abondantes qu'elles constituent une sorte de voile superficiel très fin de couleur bleu-vert ou rouge, auquel on donne le nom de « fleur d'eau ». Ce phénomène est dû notamment à *Aphanizomenon flos aquae, Anabaena flos aquae* et à certaines espèces des genres *Microcystis* et *Oscillatoria.* Ainsi, *Oscillatoria rubescens* colore en rouge les eaux des lacs subalpins pollués par les déchets des villes riveraines. D'autres *Oscillatoria* marines *(O. erythraea),* par leur prodigieuse multiplication, donnent une teinte rouge ou jaune orange à la mer Rouge.

Il en est de nombreuses qui sont adaptées à la vie dans les grottes et les cavernes où l'on rencontre beaucoup de *Gloeocapsa* dans des conditions d'éclairement souvent très réduit ; elles représentent, avec certaines Algues vertes, le type extrême des Végétaux susceptibles de vivre à l'intérieur des grottes, à l'exclusion de certains Champignons cavernicoles, lesquels, naturellement, peuvent subsister en l'absence absolue de lumière puisqu'ils sont hétérotrophes.

Origine et phylogénie

Une mise au point récente indique que la photosynthèse a fait son apparition il y a environ trois milliards deux cents millions d'années : une atmosphère riche en CO_2 y remplace alors le méthane et l'ammoniac.

Il y a trois milliards cent millions d'années apparaissent les premières Chroococcacées et des Bactéries. Au Précambrien supérieur (un milliard trois cents millions) débutent les organismes eucaryotes.

Des Cyanophycées à hétérocystes rappelant les *Aulosira* (voisines des *Nodularia*) sont vieilles d'un milliard d'années. Enfin, on peut reconnaître dans les dépôts australiens des « Biller Springs », âgés de neuf cents millions d'années, des Chroococcacées, des Rivulariacées et des Oscillatoriacées (et peut-être aussi des Dinophycées et des Algues rouges et vertes).

Si l'on peut affirmer une parenté évidente entre les Bactéries sulfuraires incolores (*Beggiatoa* par exemple) et les Algues bleues, il est impossible de savoir si les Bactéries vraies sont plus anciennes que les Cyanophycées ou si, au contraire, elles sont des Cyanophycées dépigmentées. Signalons cependant que S. M. Siegel et B. Z. Siegel (1968, Amer. Journ. Bot. 55,6) ont obtenu, sous atmosphère d'ammoniac, des cultures de Bactéries du sol rappelant une forme fossile précambrienne vieille de deux milliards d'années.

Ces Schizophytes pourraient être la souche des Bactéries photosynthétiques d'où dériveraient les Cyanophycées. Certains auteurs reprennent et modifient la vieille hypothèse d'Altmann sur l'origine symbiotique des mitochondries. On suggère ainsi que les chloroplastes des Algues pourraient être des Cyanophycées endosymbiotiques (comme chez *Glaucocystis*). Cela expliquerait la présence d'ADN dans les plastes. Il est logique de penser que les Rhodophytes et les Pyrrhophytes, qui possèdent des phycobilines, sont apparues après les Cyanophycées et peut-être en dérivent. Les Rhodophytes, dépourvues d'éléments flagellés et présentant des pigments voisins de ceux des Cyanophycées, ont sans doute le même ancêtre que ces dernières.

Pour conclure, nous dirons que les Algues bleues sont un groupe de Végétaux très anciens qui peut-être est à l'origine de tout le règne végétal.

SYSTÉMATIQUE

La classe des Cyanophycées comprend près de deux mille espèces avec cent vingt genres, vingt-deux familles et cinq ordres. Elle est divisée en deux sous-classes : les Coccogonophycidées, à reproduction par coccospores (ordres des Chroococcales, des Pleurocapsales et des Chamæsiphonales) ; les Hormogonophycidées, à reproduction par hormogonies (ordres des Stigonématales et des Nostocales).

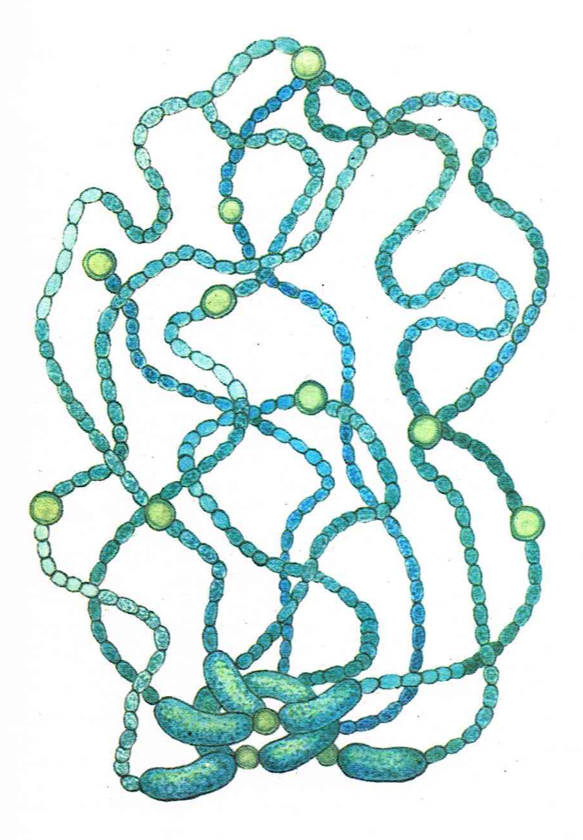
Chroococcales

Ce sont des Cyanophycées unicellulaires ou groupées en colonies de formes variées (tabulaire, cubique, sphérique, etc.) ou en archéthalle (paquets de cellules non différenciées). La multiplication se fait par bipartition, plus rarement par coccospores.

Citons dans cet ordre les *Synechococcus* à cellules solitaires, cylindriques ou ellipsoïdales, les *Gloeocapsa* à cellules arrondies, à larges gaines stratifiées et souvent colorées. Ces Algues constituent des colonies gélatineuses qui croissent volontiers sur les rochers humides. Les *Microcystis* du plancton lacustre, où ils forment des fleurs d'eau, ont de petites cellules groupées dans une gelée commune. Chez les *Coelosphaerium* des lacs et des étangs, les colonies sphériques ont une seule couche de cellules périphériques. Quant aux *Merismopedia,* leurs cellules se divisent suivant deux directions et forment ainsi des colonies tabulaires très régulières. Les *Entophysalis* des rochers marins et les *Chlorogloea* d'eau douce ont des groupements en coussinets gélatineux où les cellules, quoique indépendantes, s'alignent en files radiales. Ce phénomène se retrouve, mieux marqué encore, chez *Johannesbaptista,* genre d'eau saumâtre (Camargue par exemple) où les cellules discoïdales sont parfaitement alignées dans une gaine muqueuse.

Pleurocapsales

Ces Cyanophycées fixées sur les rochers forment des protothalles à filaments rampants portant des filaments dressés, ramifiés. Ces derniers ont des cellules sporifères donnant des coccospores. Cette description convient



Archives I.G.D.A.



Archives I.G.D.A.

◀ ◀ Anabaena lemmermannii *(à gauche).*

◀ *Photographie* d'Oscillatoria *(à droite).*

▼ *De gauche à droite :* Oscillatoria rubescens *(× 1800) ;* Lyngbia aestuarii, *détail d'un filament avec hormogonie (× 640) ;* Oscillatoria (Spirulina) platensis *(× 815).*

parfaitement pour les *Pleurocapsa* qui donnent des thalles en croûte croissant sur les rochers. Les *Hydrococcus* (ou *Oncobyrsa*) ont une structure voisine mais les thalles sont hémisphériques à filaments rayonnants. L'ordonnance des filaments disparaît chez les *Dermocarpa* (ou *Xenococcus*) épiphytes sur les Algues marines. Les *Hyella,* qui perforent les roches et les coquilles calcaires, ont des filaments ramifiés, irréguliers, elles se multiplient évidemment comme toutes les Pleurocapsales par endospores.

Chamæsiphonales

Les Chamæsiphonales ont un thalle unicellulaire, fixé, plus rarement filamenteux, qui donnera un sporocyste producteur d'endospores ou d'exospores. *Cyanocystis versicolor* a des cellules en poire fixées par la partie étroite et dont tout le contenu se transforme en endospores. Chez les espèces du sous-genre *Dermocarpella,* la division est itérative et seule la partie supérieure de la cellule produit des endospores ; la partie basale pourra reprendre ensuite le même processus de sporulation.

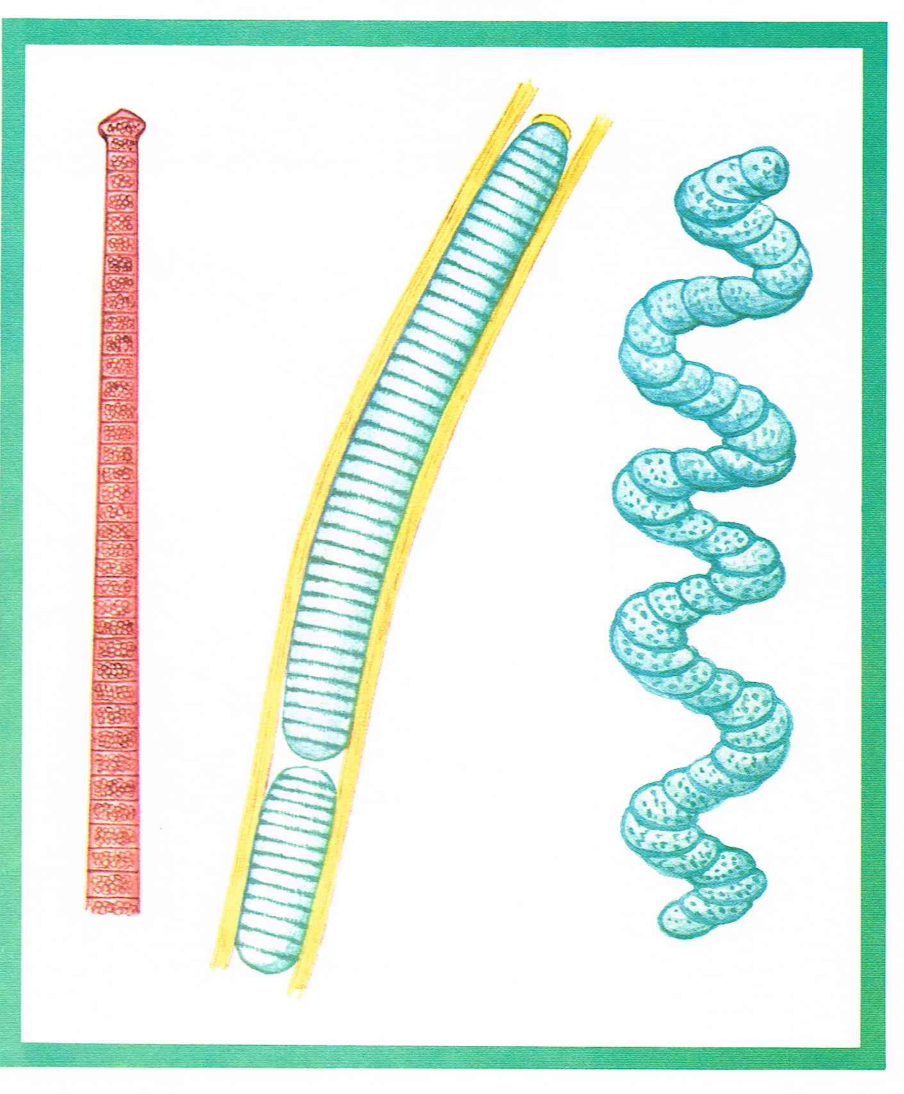
Les *Chamaesiphon* dulçaquicoles recouvrent les pierres des lits des torrents alpestres d'un mince enduit couleur chocolat, la cellule y donne de façon itérative un chapelet d'*exospores.*

Dans le genre *Pascherinema (= Endonema),* enfin chaque cellule du filament fixé produira itérativement des endospores.

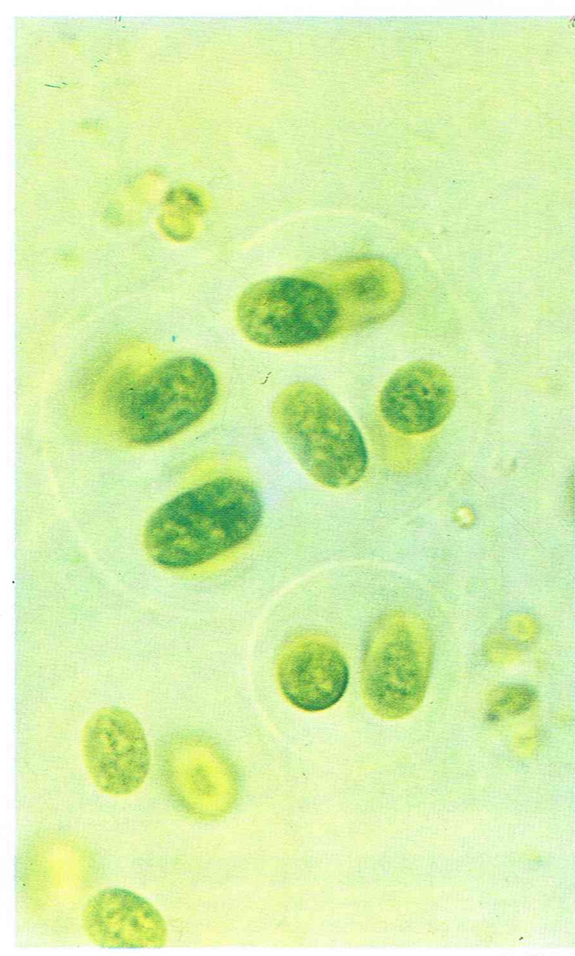
Stigonématales

Cet ordre groupe six familles de Cyanophycées filamenteuses ramifiées, uni- ou plurisériées, présentant souvent des hétérocystes et se multipliant par hormogonies pluricellulaires. Le thalle est un protothalle avec partie rampante et partie dressée. Parfois même on observe chez les *Stigonema* plurisériés de véritables cladomes avec des axes à croissance indéfinie portant des pleuridies latérales qui donneront des hormogonies. Le genre *Hapalosiphon* des tourbières à sphaignes a des filaments unisériés avec des ramifications latérales.

Mastigocladus, des eaux thermales du monde entier, est lui aussi unisérié, mais les ramifications en V renversé ou en Y sont très caractéristiques.

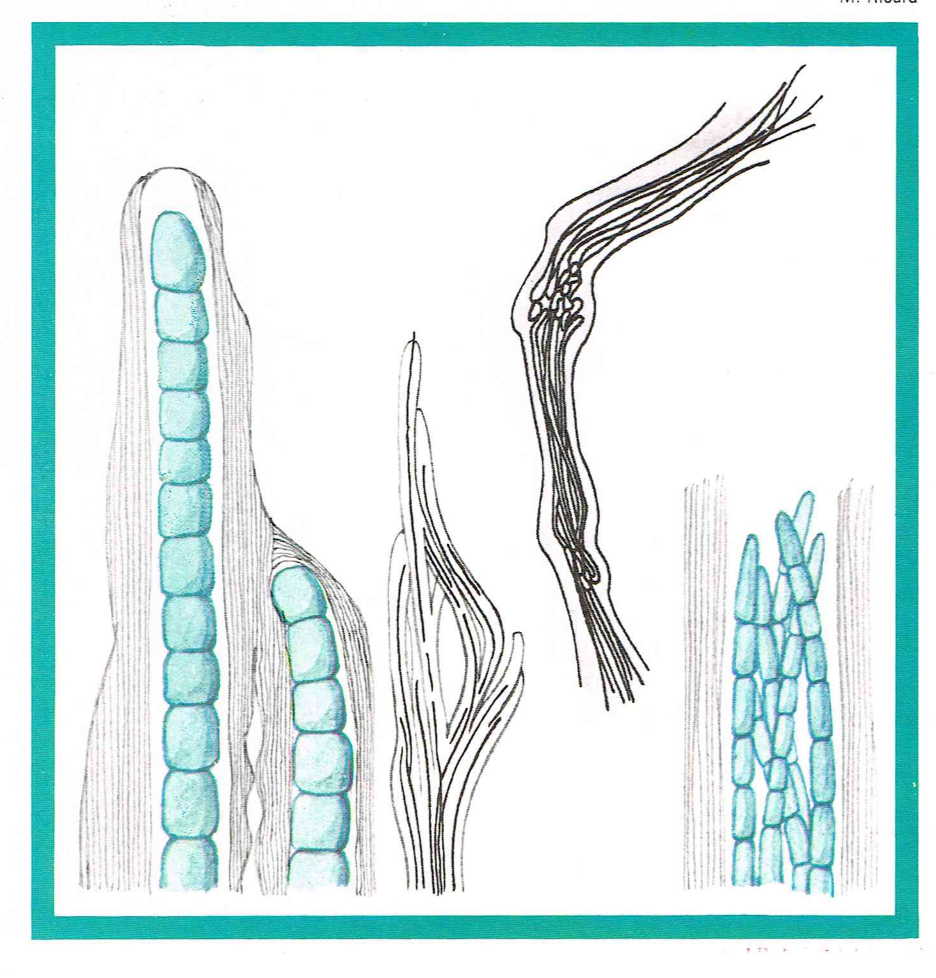


▶ *Colonies de* Gloeothece rupestris.



M. Ricard

▼ *De gauche à droite :* Schizothrix friesii, *vue d'ensemble (× 140) et détail (× 1 190) d'un apex;* Microcoleus chthonoplastes, *vue d'ensemble (× 200) et détail (× 1 000).*



Nostocales

Dans cet ordre, avec six familles, se placent des Cyanophycées filamenteuses, unisériées, avec ou sans hétérocystes, se multipliant par hormogonies ou akinètes. Les filaments (ou trichomes) sont parfois ramifiés, mais il s'agit toujours de *fausses ramifications*.

Nostoc, type de la famille des Nostocacées, a des thalles de grande taille, aquatiques ou terrestres, très gélatineux, qui renferment de nombreux filaments enchevêtrés, moniliformes (à cellules en grains de chapelet). Ces filaments non ramifiés présentent des hétérocystes et des akinètes, cellules renflées à parois épaisses qui résisteront à la dessiccation.

Anabaena, espèce planctonique dulçaquicole fréquente dans les « fleurs d'eau », a des trichomes de même structure, mais toujours isolés. Les *Cylindrospermum* leur ressemblent mais avec une polarité bien marquée : le trichome débute par un hétérocyste suivi d'un akinète.

Dans les *Oscillatoriacées,* le trichome est toujours dépourvu d'hétérocystes et d'akinètes. La multiplication se fera uniquement par hormogonie.

Les *Oscillatoria* n'ont pas de gaine et sont douées de mouvements pendulaires hélicoïdaux très particuliers. Le genre renferme de très nombreuses espèces marines et dulçaquicoles. Les *Spirulina* sont des *Oscillatoria* enroulées en hélice. *S. platensis* qui croît en masse dans le lac Tchad est utilisée comme source d'aliments riches en protéines. Les essais de culture de cette Cyanophycée laissent présager de bons résultats. Les *Lyngbya* sont des *Oscillatoria* à trichome entouré d'une gaine ferme. Chez les *Schizothrix* et les *Microcoleus,* les trichomes sont groupés en faisceaux enrobés dans une gaine commune. Citons *Microcoleus chthonoplastes* qui forme avec *Lyngbya aestuari* des couches épaisses dans le fond des marais salants.

La famille des Rivulariacées présente des trichomes effilés en poil, avec chacun un hétérocyste basal. La multiplication se fait par hormogonie et parfois par akinète.

Rivularia, marin ou dulçaquicole, forme de gros thalles hémisphériques, gélatineux, dépourvus d'akinètes. *Gloeotrichia* du plancton des eaux douces ou saumâtres a des thalles globuleux qui se distinguent de ceux de *Rivularia* par la présence d'akinètes basaux.

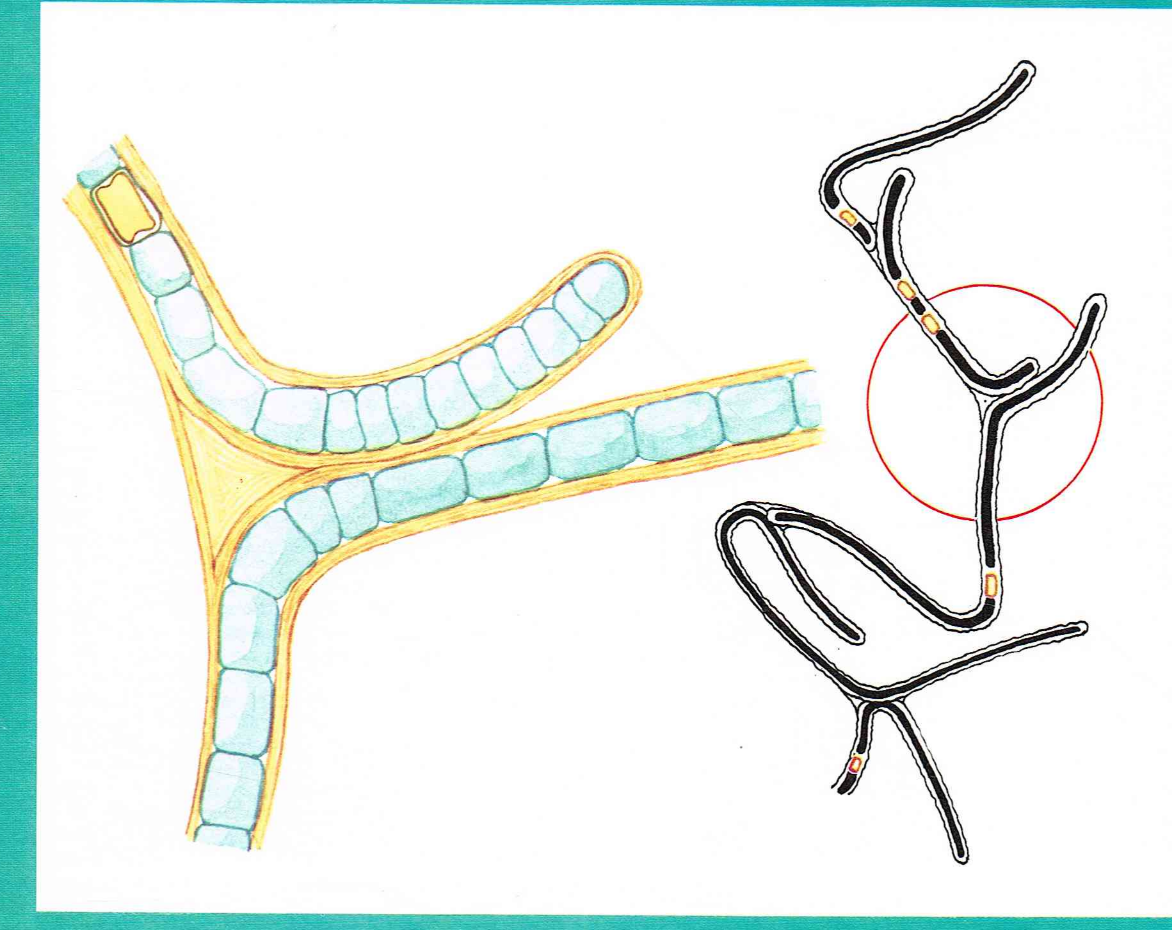
Les *Calothrix* répandus dans le milieu aquatique ne forment pas de colonies mais sont groupés en gazons ou en touffes.

La famille des Scytonématacées a des filaments cylindriques pourvus d'hétérocystes et présentant des fausses ramifications simples chez les *Scytonema* et doubles chez les *Tolypothrix*. Ces Cyanophycées sont abondantes dans les eaux douces et les stations subaériennes.

BIBLIOGRAPHIE

ALLSOPP A., *Phylogenetic Relationships of the Procaryota and the Origin of the Eucaryotic Cell,* New Phytol., 68, 1969. - BORNET E. et FLAHAULT C., *Révision des Nostocacées hétérocystées,* in Ann. Sc. Nat. Bot., 7e Sér., 3-4-5-7, 1886-1888, rééd. Cramer, 1959. - BOURRELLY P., *Les Algues d'eau douce,* vol. III, Paris, 1970. - CHADEFAUD M. et EMBERGER L., *Traité de botanique systématique,* t. I, *les Végétaux non vasculaires (cryptogamie)*, Paris, 1960. - DROUET F., *Revision of the Classification of Oscillatoriacea,* in Acad. Nat. Sc. Nat., Philadelphia, Monogr. 15, 1968. - DROUET F. et DAILY W. A., *Revision of the Coccoïd Myxophyceae,* in Bulter Univ. Bot. Stud., 12, 1956. - ECHLIN P. et MORRIS I., *The Relationships between Blue-Green Algae and Bacteria,* in Biol. Rev., 40, 1965. - FRÉMY P., *Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française,* in Arch. Bot., 3, 1929-1930. - FRÉMY P., *Les Cyanophycées des côtes d'Europe,* in Mém. Soc. Nat. Sc. Nat. Math., Cherbourg, 51, 1934. - GEITLER L., *Cyanophyceae,* in Rabenhorst's Krytogamenflora, 14, 1930-1932. - GOMONT M., *Monographie des Oscillariées,* in Ann. Sc. Nat., Sér. 7, Bot. 15-16, 1892, rééd. Cramer, 1962. - LANG N. J., *The Fine Structure of Blue Green Algae,* in Ann. Rev. Microbiol., 22, 1968.

▲ *De gauche à droite :* **Rivularia atra** *(× 880), fragment de thalle,* **Gloeotrichia pisum** *(× 620), fragment de thalle.*



◀ **Scytonema guyanense :** *vue d'ensemble (× 190) et détail plus grossi d'une fausse ramification géminée (à gauche).*

ALGUES EUCARYOTES OU PHYCOPHYTES

EMBRANCHEMENT DES RHODOPHYTES

Classe des Rhodophycées

Sous-classe des Bangiophycidées
Ordres des Porphyridiales
Bangiales
Compsopogonales

Sous-classe des Floridéophycidées
Ordres des Acrochætiales
Némalionales
Gélidiales
Gigartinales
Rhodyméniales
Cryptonémiales
Bonnemaisoniales
Céramiales

EMBRANCHEMENT DES PYRRHOPHYTES

Classe des Cryptophycées
Ordres des Tétragonidiales
Cryptomonadales

Classe des Dinophycées

Sous-classe des Adinophycidées
Ordres des Desmomastigales
Prorocentrales
Desmocapsales

Sous-classe des Dinophycidées
Ordres des Dinotrichales,
Dinococcales
Dinophysiales,
Péridiniales,
Ébriales

EMBRANCHEMENT DES CHROMOPHYTES

Classe des Chrysophycées

Sous-classe des Acontochrysophycidées
Ordres des Phæoplacales
Stichogloéales
Chrysosaccales
Rhizochrysidales

Sous-classe des Hétérochrysophycidées
Ordres des Chromulinales
Ochromonadales
Dictyochales

Sous-classe des Isochrysophycidées
Ordres des Isochrysidales
Prymnésiales

Sous-classe des Craspédomonadophycidées
Ordre des Monosigales

Classe des Diatomophycées

Sous-classe des Centrophycidées
Ordres des Coscinodiscales
Rhizosoléniales
Biddulphiales

Sous-classe des Pennatophycidées
Ordres des Diatomales
Eunotiales
Achnanthales
Naviculales

Classe des Phéophycées

Sous-classe des Phéosporophycidées
Ordres des Ectocarpales
Tiloptéridales
Sphacélariales
Culteriales
Dictyotales,
Scytosiphonales
Chordariales
Desmarestiales
Sporochnales
Dictyosiphonales
Laminariales

Sous-classe des Cyclosporophycidées
Fucales

Classe des Xanthophycées
Ordres des Chloramœbales
Rhizochloridales
Hétérogloéales
Mischococcales
Tribonématales
Vaucheriales

Classe des Raphidophycées
Ordre des Vacuolariales

EMBRANCHEMENT DES EUGLÉNOPHYTES

Classe des Euglénophycées
Ordres des Eugléńales
Péranématales
Colaciales

EMBRANCHEMENT DES CHLOROPHYTES

Classe des Prasinophycées
Ordres des Pyramimonadales
Pédinomonadales
Halosphærales
Prasinocladales

Classe des Chlorophycées

Sous-classes des Chlorophycidées
Ordres des Volvocales
Tétrasporales
Chlorococcales

Sous-classe des Ulothricophycidées
Ordres des Ulothricales,
Ulvales,
Chætophorales,
Chlorosarcinales,
Trentepohliales

Sous-classe des Œdogoniophycidées
Ordre des Œdogoniales

Sous-classe des Bryopsidophycidées
Ordres des Sphæropléales
Acrosiphonales
Dasycladales
Siphonocladales
Codiales
Caulerpales
Dichotomosiphonales

Classe des Zygophycées
Ordres des Zygnématales
Desmidiales

Classe des Charophycées
Ordre des Charales



Lemanchec Explorer

LES ALGUES EUCARYOTES

▲ *Le mot « Algues » évoque irrésistiblement la mer. Mais ces Végétaux parfois visibles, souvent microscopiques, peuvent prospérer dans tous les milieux.*

Dans les pages précédentes, nous avons étudié les organismes Procaryotes, Algues bleues et Bactéries, à cellules dépourvues de noyau individualisé séparé du cytoplasme par une membrane.

Tous les autres êtres vivants — Végétaux et Animaux — qui possèdent un véritable noyau dans leurs cellules sont nommés Eucaryotes. Les Algues Eucaryotes groupent donc des Algues autres que les Cyanophycées.

Il est impossible de donner une définition simple et brève des Algues. Il s'agit en effet de Végétaux à cytologie et à structure très variées. Ce sont des *Thallophytes autotrophes,* c'est-à-dire des êtres unicellulaires (solitaires ou coloniaux) ou pluricellulaires et dans ce dernier cas formant des *thalles* sans feuilles, ni tige, ni racine, ni vaisseaux conducteurs. Ils sont autotrophes, ce qui signifie qu'ils fabriquent eux-mêmes, grâce à la fonction chlorophyllienne, les substances organiques dont ils ont besoin.

Le thalle peut être réduit à une seule cellule de taille microscopique ou au contraire en grouper des milliers et atteindre jusqu'à 50 m de longueur. Les Algues unicellulaires sont soit immobiles, soit mobiles grâce à des flagelles ou des pseudopodes. Elles se groupent parfois en colonies ou en organismes pluricellulaires à structure définie, de forme variée : filaments simples ou ramifiés, lames à une ou plusieurs couches de cellules, vésicules. Nous pouvons avec Chadefaud définir chez les Algues trois grands types morphologiques :

Archéthalle : simple amas de cellules qui se multiplient par bipartitions successives et dont les constituants peuvent se transformer en *sporocystes* produisant des spores flagellées ou non (zoospores ou aplanospores). Parfois les cellules se séparent après chaque bipartition et donnent un archéthalle dissocié.

Protothalle (ou *nématothalle*) à filaments rampants d'où naissent d'autres filaments dressés. Les cellules possèdent les mêmes propriétés que celles des archéthalles : division par bipartition ou formation de spores. Les filaments peuvent être simples ou ramifiés, plurisériés ou siphonés (c'est-à-dire à plusieurs noyaux sans cloison séparant les unités cellulaires). Le nématothalle peut se réduire soit à la partie rampante, soit à la partie dressée. Il peut même par perte de la possibilité de bipartition se transformer en un sporocyste unicellulaire.

Thalle à cladomes : les filaments dressés, à croissance illimitée, s'allongent et présentent latéralement des verticilles ou bouquets de filaments courts ramifiés, à croissance définie, les *pleuridies.* Chaque *cladome* est l'ensemble d'un axe (type *uniaxial*) ou d'un faisceau d'axes (type *multiaxial*) et des pleuridies qui garnissent l'axe ou le faisceau. Les pleuridies peuvent rester distinctes ou se réunir en un *cortex,* qui entoure l'axe. Les filaments du cladome sont *haplostiques,* s'il y a uniquement des divisions transversales, ou *polystiques,* si l'on observe des divisions transversales et longitudinales.

Les cladomes primaires peuvent donner des cladomes secondaires qui naîtront soit à la place d'une pleuridie, soit à son aisselle. Les *Batrachospermum,* Rhodophycées d'eau douce, sont un bon exemple de cladome uniaxial : les cellules cylindriques de l'axe forment un filament unisérié ; à la base de chaque cellule axiale, des petites cellules coxales donnent naissance aux verticilles des pleuridies et aussi à des filaments rampants qui recouvrent l'axe d'un cortex. Chez les *Lemanea,* Rhodophycées d'eau douce, les cladomes uniaxiaux ont des verticilles de quatre pleuridies dont les parties distales forment un cortex tubulaire qui enveloppe l'axe cladomien. Ces trois grands types de structures morphologiques : archétalle, protothalle et thalle à cladomes, se retrouvent dans les grandes séries algales, aussi bien chez les Rhodophycées que chez les Phéophycées et les Chlorophycées ; il est donc fort probable que l'évolution a suivi une marche ascendante, partant d'un archéthalle, passant par un protothalle et s'achevant en un thalle à cladomes.

Cytologie

L'étude de la structure cellulaire ou cytologie montre que les Algues possèdent les constituants normaux de toute cellule végétale ; une paroi cellulaire entoure le cytoplasme qui renferme un ou plusieurs noyaux, des plastes chlorophylliens, des vacuoles, des mitochondries, un appareil de Golgi, un réticulum endoplasmique, des



Claude Rives, Marina Cedri

▲ *En dépit de la ressemblance que présentent certaines espèces avec les Végétaux supérieurs, les Algues sont toutes dépourvues de racines, de tiges, de feuilles et de vaisseaux conducteurs. Ici,* Codium tomentosum.

ribosomes, parfois (Chrysophytes) des *physodes* ou corps physoïdes à substances phénoliques, des corps mucifères et trichocystes (Pyrrhophytes, Euglénophytes, Chrysophytes) et enfin des substances de réserves. Les formes flagellées détiennent de plus un appareil locomoteur ou appareil cinétique souvent en relation avec le noyau.

La *membrane* est souvent rigide et de nature pecto-cellulosique. Chez les gamètes flagellés et les unicellulaires mobiles, elle est très mince et forme une cuticule. Dans certains groupes d'Algues : Euglénophytes, Dinophycées, membrane et cuticule ont une ultrastructure très complexe. Dans les thalles, les cellules sont séparées les unes des autres par leur membrane, mais, chez certaines Algues, ce cloisonnement n'existe pas, et le thalle a l'aspect d'un long cylindre, simple ou ramifié, ou d'une vésicule sans cloisons mais à nombreux noyaux et nombreux plastes; c'est une structure *siphonée* ou *cœnocytique* (*Vaucheria* chez les Xanthophycées ou *Caulerpa* et *Codium* chez les Chlorophycées). Parfois le thalle est fragmenté en articles renfermant plusieurs noyaux et plusieurs plastes, on parle alors de thalle hémisiphoné (*Cladophora* par exemple).

En général, le *noyau* des Algues diffère peu de celui des Végétaux supérieurs. Cependant les Dinophycées ont un noyau très particulier *(dinocaryon)*, tant par sa structure que par son mode de division. La mitose des Euglénophycées avec persistance du nucléole et absence de fuseau est aussi fort originale.

L'appareil cinétique. De nombreuses Algues unicellulaires, des zoospores végétatives, des gamètes sont mobiles grâce à des flagelles dont les racines sont en général en relation avec le noyau. Ces flagelles montrent en microscopie électronique une structure remarquablement uniforme. En section transversale, ils renferment une partie axiale avec deux microtubules et une partie périphérique avec neuf paires de microtubules. Certains flagelles sont lisses, nus, d'autres, au contraire, présentent sur leurs flancs deux rangées opposées de très fins poils (ou *mastigonèmes*) et ont alors un aspect plumeux, ce sont des flagelles pleuronématés. Le nombre des flagelles, leur structure sont des caractères systématiques fort importants. Ainsi les cellules nageuses des Chlorophycées possèdent deux, quatre, huit flagelles de même longueur, sans mastigonèmes; les Chromophytes ont en général deux flagelles inégaux (disposition hétérocontée), l'un avec mastigonèmes, l'autre nu. Chez les Prasinophycées, nous trouverons souvent quatre flagelles égaux et pleuronématés. Chez les Dinophycées, le fouet longitudinal possédera deux rangées de mastigonèmes courts, tandis que le fouet transversal spiralé n'aura de longs mastigonèmes que sur un côté. Chez les Euglénophycées, nous trouverons aussi deux flagelles pleuronématés mais de longueurs très différentes. Signalons que parfois (Chrysophycées, Prasinophycées) les flagelles sont entourés d'un manchon de minuscules écailles organiques, qui sont seulement visibles au microscope électronique.

Les *plastes* sont de forme très variée mais à ultrastructure relativement simple. En microscopie électronique, ils apparaissent formés d'un empilement de minces membranes doubles, les *thylacoïdes,* qui ressemblent à de minuscules ballons écrasés dont les deux parois sont très rapprochées. Ces thylacoïdes doubles sont groupés par deux, trois ou davantage pour former les *lamelles* plastidiales. Le nombre de thylacoïdes par lamelle varie suivant les embranchements et les classes d'Algues : un thylacoïde chez les Rhodophytes (et les Cyanophycées), deux chez les Cryptophycées, trois chez les Dinophycées, Euglénophytes, Chromophytes, beaucoup plus nombreux chez les Chlorophytes et les plantes supérieures. Le plaste est de plus entouré par une enveloppe complexe le plus souvent en relation avec le réticulum endoplasmique. Les plastes renferment fréquemment un *pyrénoïde,* masse protéique traversée par des thylacoïdes. Chez les Algues vertes, ce pyrénoïde est entouré d'une coque de grains d'amidon.

Parfois le bord du plaste, chez les formes flagellées, est coloré en rouge par l'accumulation de petites gouttes huileuses, régulièrement disposées et chargées de carotène; c'est le *stigma*. Chez les Euglénophytes, chez quelques Xanthophycées et Dinophycées, le stigma, organe photosensible, est indépendant du plaste.

Les plastes sont de formes très diverses, mais caractéristiques et constantes pour une Algue donnée. Chez les *Prasiola,* les *Bangia* et certains *Chlamydomonas,* le plaste est central, avec un pyrénoïde médian et des rayons disposés en piquants d'oursin.

Chez les *Chlorhormidium,* le plaste est pariétal, placé sur un côté de la cellule; chez les *Ulothrix,* il s'étend davantage et forme un fourreau entourant la paroi. Chez les *Spirogyra,* il prend l'aspect d'un mince ruban disposé en ressort à boudin. Chez les *Oedogonium,* il devient un manchon pariétal fenestré, et, chez les *Cladophora* ou les *Hydrodictyon,* il constitue un réseau de petites parties polygonales réunies par des tractus. Enfin, chez les *Vaucheria* ou les *Chara,* les plastes sont très nombreux, discoïdaux et pariétaux.

Quelle que soit leur forme, ces plastes sont porteurs de la chlorophylle et de pigments accessoires. Selon la nature de ces pigments, ils paraîtront verts (Chlorophytes et Euglénophytes), bruns ou jaunes (Chromophytes), ou rouge violacé (Rhodophytes et certains Pyrrhophytes). Tous les plastes renferment de la *chlorophylle a,* associée, chez les plantes supérieures, les Chlorophytes et les Euglénophytes, à la *chlorophylle b*. Cette *chlorophylle b* sera remplacée par de la *chlorophylle c* chez les Chromophytes et par de la *chlorophylle d* chez les Rhodophytes.

Toutes les Algues possèdent du β carotène et des xanthophylles (dérivés oxygénés de ce corps), mais ces dernières sont particulièrement abondantes chez les Chromophytes où elles arrivent à masquer la couleur verte des chlorophylles. Les Rhodophytes et quelques Pyrrhophytes (et aussi les Cyanophycées) renferment dans leurs plastes, associés aux chlorophylles et aux xanthophylles, des pigments solubles dans l'eau : des *bilichromoprotéides,* l'un rouge *(phycoérythrine),* l'autre bleu *(phycocyanine)*. Ces pigments facilitent la fonction chlorophyllienne en captant l'énergie lumineuse des régions du spectre non utilisées directement par la chlorophylle a et en la transférant à cette dernière. Comme on le sait, la chlorophylle se sert de l'énergie solaire pour faire la synthèse des hydrates de carbone en partant du gaz carbonique dissous dans l'eau. La chlorophylle possède deux maximums d'absorption, l'un dans le

rouge-orangé, le plus important, l'autre dans le bleu. Mais en mer, selon la profondeur, on assiste à une absorption progressive et sélective des radiations lumineuses; il y a à la fois diminution de la lumière et modification spectrale. A 30 m de la surface, sur la côte Ouest de Suède par exemple, la lumière est très réduite et il ne reste que des radiations jaune-vert (500-550 mμ), radiations inactives pour la chlorophylle. Alors interviendront les xanthophylles des Chromophytes et des Pyrrhophytes qui ont leur maximum d'absorption vers 530 mμ, et la phycoérythrine des Rhodophytes active dans le vert (570 mμ); ces pigments transmettent ainsi l'énergie qu'ils absorbent à la chlorophylle, seul agent actif de la photosynthèse. Trois nombres montreront l'importance de la photosynthèse algale : la production annuelle mondiale de phytoplancton marin est de l'ordre de 150 milliards de tonnes; celle du zooplancton marin « herbivore » est de 15 milliards, celle des Poissons de 30 millions de tonnes. Cette production primaire est énorme mais le rendement de la chaîne alimentaire est très faible : de 0,02 %.

Produits de réserve. Les produits nés de la photosynthèse varient avec le groupe d'Algues considéré. Ainsi, seules les Chlorophytes forment de l'amidon à l'intérieur des plastes et autour des pyrénoïdes; les Rhodophytes mettent en réserve au sein du cytoplasme un polyholoside (amidon floridéen). Les Chromophytes dans leur vacuole produisent un polyholoside, la laminarine (ou chrysolaminarine). Chez les Euglénophytes, ce corps prend le nom de paramylon. De plus, on trouve chez toutes les Algues des lipides sous forme de gouttelettes grasses, souvent colorées en orange par une xanthophylle (astaxanthine). Les Rhodophytes synthétisent en outre des hétérosides dérivés du galactose (floridoside), et les Phéophycées du mannitol.

Reproduction

La reproduction asexuée des Algues peut se faire par fragmentation du thalle ou par division répétée d'une cellule qui se transforme en *sporocyste* et donne des spores immobiles *(aplanospores)* ou mobiles flagellées *(zoospores)*.

La reproduction sexuée ou *gamie,* assez rare chez les Algues unicellulaires, consiste en l'union de deux *gamètes* qui, après fusion de leur cytoplasme et de leurs noyaux, produisent un œuf ou *zygote* qui redonnera après germination une nouvelle génération. Pour cela une cellule mère, par divisions répétées, se transforme en *gamétocyste* engendrant des gamètes flagellés mobiles *(zoogamètes* ou *planogamètes)* ou immobiles *(aplanogamètes)*. Si les gamètes sont de même taille, il y a *isogamie,* sinon *hétéro-* ou *anisogamie*. Lorsque seul le gamète mâle est flagellé et de petite taille, on parle d'*oogamie*.

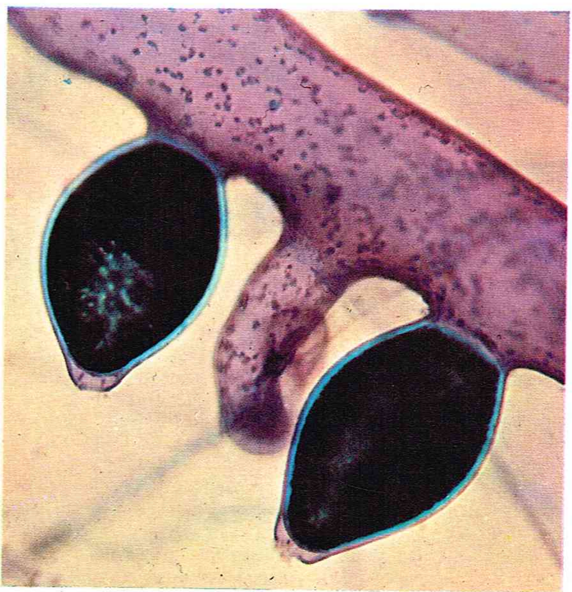
Les sporocystes et les gamétocystes sont toujours dépourvus d'une enveloppe de cellules stériles, contrairement aux sporanges et aux gamétanges des Végétaux supérieurs toujours entourés d'une gaine de cellules.

Les gamètes ont un noyau à n chromosomes (haploïde); de ce fait, le zygote qui provient de la fusion de deux gamètes aura $2n$ chromosomes (diploïde) : il sera donc indispensable avant la production de nouveaux gamètes qu'une réduction chromatique ou *méiose* s'opère afin que le nombre $2n$ des chromosomes soit ramené à n. Ainsi la vie de l'Algue se partagera en deux phases : l'une, qui va de la gamie à la méiose, la *diplophase* à $2n$ chromosomes, l'autre, de la méiose à la gamie, ou *haplophase* à n chromosomes. La méiose se place à un moment déterminé et constant du cycle vital; il y a trois possibilités : 1) la méiose a lieu lors de la germination du zygote, tout de suite après la gamie (*Spirogyra* par exemple); seul le zygote est diploïde et l'organisme entier est haploïde. 2) Chez les *Fucus,* c'est l'inverse : tout le cycle est en diplophase et la méiose se produit au moment de la formation des gamètes. Dans ces deux cas, le cycle est *monogénétique*. 3) Chez les *Ulva,* nous trouvons une position intermédiaire, le zygote germe en un sporophyte à $2n$ qui donne des spores flagellées après méiose. Ces spores haploïdes produisent un gamétophyte (à n chromosomes) qui engendre des gamètes dont la fusion redonnera un zygote. Il y a donc une alternance de phases



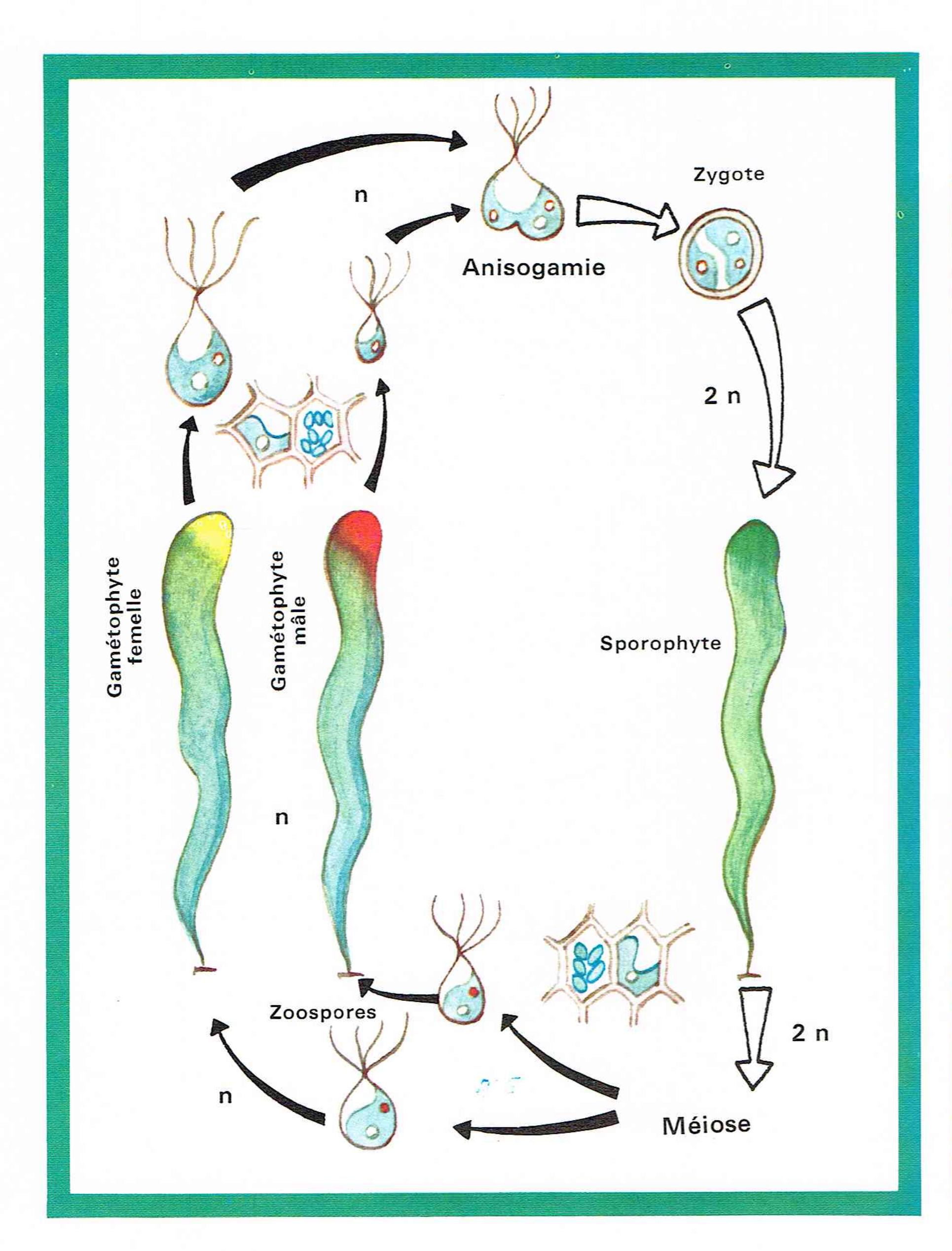
Photo J. Lecomte - C.N.R.S. Laboratoire Arago - Banyuls-s.-Mer

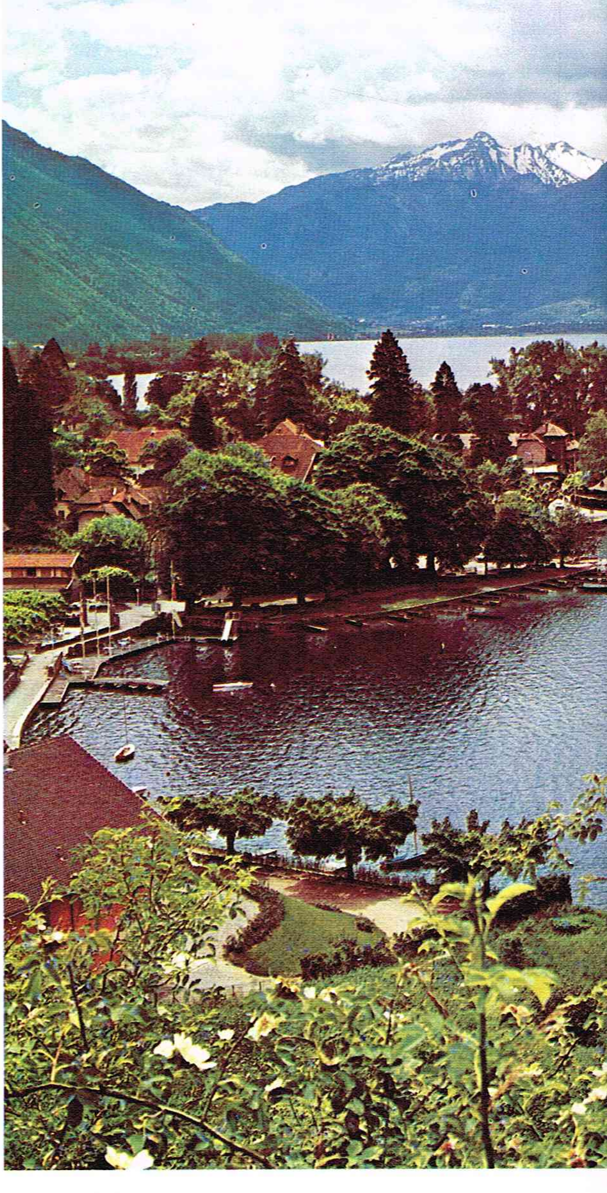
▲ *En milieu marin, la distinction des espèces végétales est, en premier lieu, conditionnée par la pénétration des radiations lumineuses. Sur ce cliché, peuplement d'Algues vertes* (Halimeda) *à 18 m de profondeur.*



Archives I.G.D.A.

◀ Vaucheria sessilis. *Filament portant oogone et anthéridie (× 500).*





▲ *Exemple de cycle digénétique.* **Enteromorpha intestinalis.**

▶ *Le lac d'Annecy renfermait avant qu'il soit pollué un phytoplancton oligotrophe. Les apports massifs de déchets organiques et industriels, en perturbant la composition chimique du lac, ont également modifié son équilibre biologique. Grâce à des travaux récents d'épuration ce beau lac retrouve peu à peu sa flore originelle.*

cytologiques à *n* et à 2 *n* chromosomes qui coïncide avec une alternance de générations : le cycle est *digénétique*. Dans le cas des *Ulva*, le sporophyte et le gamétophyte ont le même aspect structural et morphologique : on parlera de cycle *isomorphe ;* par contre, chez les *Derbesia*, par exemple (Chlorophycée marine), le sporophyte est formé par de fins filaments ramifiés tandis que le gamétophyte, appelé *Halicystis*, a l'aspect d'une minuscule vésicule verte : le cycle est *hétéromorphe* car *Derbesia* et *Halicystis* semblent être deux Algues différentes et non deux phases d'un même organisme. Chez certains Rhodophytes, comme nous le verrons plus loin, le cycle est *trigénétique* car la phase diploïde se dédouble : les carpospores d'un *carposporophyte* issu du zygote et croissant en parasite sur le gamétophyte donnent un thalle diploïde ; ce dernier, le *tétrasporophyte*, émettra des *tétraspores* après réduction chromatique ; ces tétraspores germent en *gamétophyte* haploïde.

Distribution et écologie

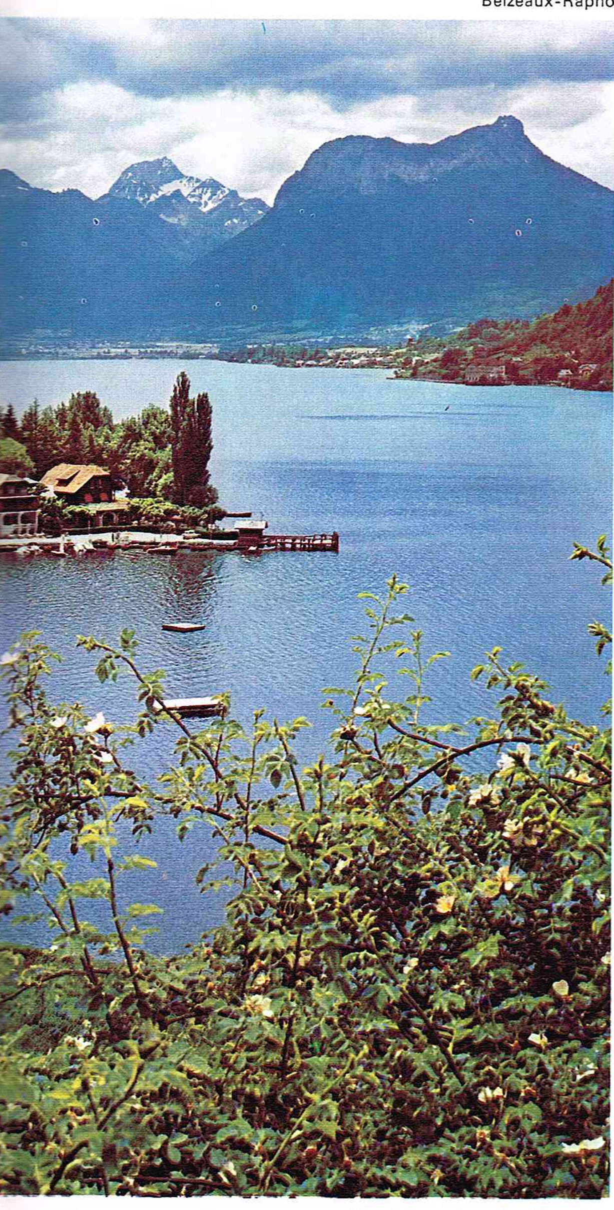
Les Algues sont des Végétaux qui se rencontrent partout dès qu'il y a de l'air, de la lumière, de l'eau ou simplement de l'humidité. Abondantes dans les mers chaudes ou froides, dans les eaux douces stagnantes ou courantes, elles peuvent aussi se développer dans des conditions fort ingrates : Algues croissant à la surface des glaciers et des neiges ou dans les eaux thermales très chaudes. Certaines peuvent même végéter dans les eaux chaudes et acides des solfatares, tandis que d'autres colonisent les rochers à peine humides des hautes montagnes et parviennent à supporter des insolations intenses suivies de rigoureux froids nocturnes.

La vitalité des Algues est considérable, et l'exemple récent de la colonisation de l'île volcanique de Surtsey qui a surgi en novembre 1963 à 30 km au sud de l'Islande est particulièrement démonstratif. Dès l'été 1965, des petites touffes d'Algues vertes *(Urospora)* étaient visibles au niveau des pleines mers. Elles étaient accompagnées de masses gélatineuses de Diatomées épiphytes *(Synedra, Licmophora)*. En 1966 apparaissaient d'autres Chlorophycées marines : *Enteromorpha, Ulothrix* et quelques Algues rouges *(Porphyra)* puis des Phéophycées *(Petalonia, Ectocarpus, Pylaiella, Alaria)*. Sur l'île même, les Algues d'eau douce, surtout celles des sols humides ou compagnes des Mousses, sont déjà fort nombreuses.

En 1968, des cultures ont permis de reconnaître dix espèces de Cyanophycées, une vingtaine d'Algues vertes unicellulaires et soixante-dix espèces de Diatomées. Au total plus de cent espèces d'Algues d'eau douce, avec dominance des petites formes subaériennes.

Les Algues marines de taille macroscopique qui peuplent nos côtes sont toujours fixées au substrat : elles forment le *benthos* qui s'oppose au *phytoplancton* constitué par une infinité d'Algues microscopiques qui vivent flottant librement dans les couches superficielles des mers.

Belzeaux-Rapho



Les Algues marines benthiques sont sous la dépendance du milieu où elles vivent : citons rapidement les facteurs importants qui président à la répartition des Algues littorales. Le *substrat,* meuble ou solide, sable, vase, gravier, rocher, opère déjà une sélection : ainsi les *Vaucheria* et les Diatomées peupleront les vasières, tandis que les *Fucus* coloniseront les côtes rocheuses. La *température* de l'eau, plus ou moins fonction de la latitude et des courants, est un facteur important pour leur distribution. La *lumière* joue un rôle primordial, et sur nos côtes atlantiques, à partir de 50 m de profondeur, son absorption presque totale amène la disparition de toute vie végétale. Les *facteurs chimiques,* comme le pH, la teneur en chlorure de sodium et autres sels dissous, interviennent de façon considérable dans les mers fermées ou à demi fermées comme la Baltique, la mer Noire ou la Caspienne, et nous trouvons là une flore très particulière. Le même phénomène se produit dans les estuaires, les marais salants, les lagunes littorales. Les remontées d'eau profonde (up-welling) qui amènent en surface, sous l'action des vents réguliers, alizé ou mousson, et des courants, des sels nutritifs abondants, favorisent le développement du phytoplancton marin. Les variations saisonnières des sels dissous (nitrates et phosphates) conditionnent les poussées planctoniques qui, dans nos mers, montrent en général deux maximums : l'un au printemps, le plus important, l'autre en automne.

Les Algues benthiques sont aussi très sensibles à l'*action des vagues :* les zones battues et les zones calmes ont de ce fait des végétations très différentes. L'émersion journalière sur les côtes soumises à la marée est un phénomène important qui modèle la répartition des Algues dans la zone intertidale.

L'ensemble de ces facteurs permet sur nos côtes atlantiques de reconnaître trois étages à végétation caractéristique :

1° l'étage *supralittoral* situé au-dessus des plus hautes mers et recevant uniquement des embruns : il est peuplé par des lichens marins;

2° l'étage *médiolittoral* entre le niveau supérieur des hautes mers et le niveau inférieur des basses mers, entièrement découvert lors des grandes marées : il est surtout riche en Algues brunes, *Pelvetia, Fucus, Ascophyllum;*

3° l'étage *infralittoral* qui n'émerge jamais et où croissent les *Laminaria,* les *Saccorhiza* et de nombreuses Rhodophycées.

Les Algues d'eau douce, le plus souvent microscopiques, peuplent les eaux stagnantes (lacs, étangs, mares, marécages, tourbières) et les eaux courantes. Elles croissent aussi sur les rochers mouillés, la terre humide, les troncs d'arbres, les neiges, les glaciers. Même les eaux thermales, jusqu'à une température de 70 °C, permettent la vie de certaines Algues, notamment des Cyanophycées. Quelques espèces (Chlorophycées de l'ordre des Trentepohliales) poussent sur les feuilles et les écorces d'arbres dans les régions humides.

Les Algues d'eau douce vivent dans un milieu beaucoup plus varié et variable dans sa composition chimique que le milieu marin. De ce fait, chaque collection d'eau présente une flore particulière qui dépend étroitement de ses conditions physico-chimiques. Les principaux facteurs qui régissent la vie des Algues dulçaquicoles sont la température, le taux d'oxygène dissous, les sels dissous (nitrate, phosphate, silice, sels de calcium, chlorure de sodium, fer, etc.).

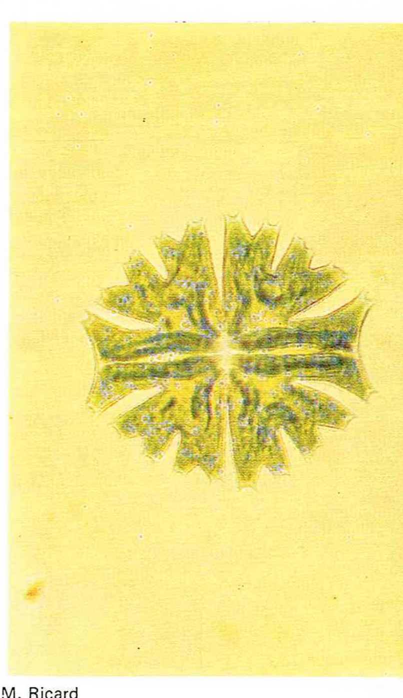
Les lacs de plaine, relativement peu profonds, sont en général des lacs *eutrophes :* ils sont entourés d'une ceinture de plantes littorales. Leur eau, de couleur verte, est riche en sels nutritifs mais, dans les couches profondes, l'oxygène fait défaut et il s'y dépose une vase abondante. Le phytoplancton est très riche, tant par le nombre des espèces (surtout Cyanophycées, Chlorophycées et Péridiniens) que par celui des individus. L'été, le lac produit des *fleurs d'eau :* production massive de phytoplancton qui monte à la surface (Cyanophycées, *Botryococcus,* etc.). Cette sorte de lacs héberge une faune abondante, surtout des Poissons blancs, gardons, brochets, perches.

Les lacs profonds des régions alpestres sont appelés *oligotrophes :* leur eau très pure, de couleur bleue, renferme de l'oxygène jusque dans les couches les plus inférieures; ils sont pauvres en vase et en phytoplancton (surtout Diatomées et Chrysophycées). Ils ne forment jamais de fleur d'eau et sont habités par des Salmonidés (omble-chevalier et corégone) amateurs d'eau pure très oxygénée.

Enfin, dans les pays scandinaves se trouvent des lacs *dystrophes* à fond tourbeux, à eau de couleur brune, pauvre en sels nutritifs et en calcaire, et dont l'oxygène se raréfie dans les couches profondes. Ces lacs, exceptionnels en France (lacs de Lispach et de Blanchemer dans les Vosges), ont un plancton peu abondant mais qui renferme de nombreuses Desmidiacées et Chrysophycées des eaux acides; les fleurs d'eau y sont exceptionnelles, les Salmonidés sont absents.

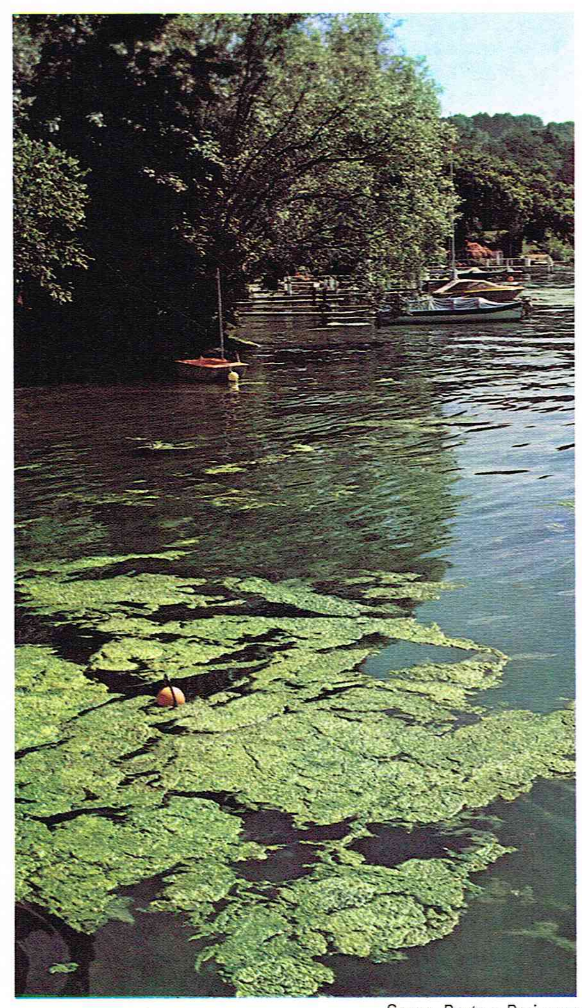
Les lacs ne sont pas des milieux stables, mais au contraire en perpétuelle évolution. Le lessivage des terrains par l'eau de pluie et les rivières, les apports d'engrais, les déchets organiques rejetés par les égouts modifient leur composition chimique. Il y a ainsi une augmentation des taux d'azote et de phosphore qui conduit à une *eutrophisation* croissante. Les rejets des sucreries, papeteries, distilleries, etc., contribuent aussi à la pollution des rivières et des masses lacustres. Les lacs oligotrophes enrichis ainsi en matières organiques fermentescibles perdent l'oxygène de leurs couches profondes et leur phytoplancton se modifie, les Algues vertes et bleues s'installent et forment des fleurs d'eau (surtout à *Oscillatoria rubescens* pour les lacs subalpins). La faune des Poissons est changée : les Salmonidés disparaissent, remplacés par des Poissons blancs de moindre valeur économique.

▼ **Micrasterias** ***est une Algue verte très répandue dans les tourbières à sphaignes.***



M. Ricard

▶ *Les Algues d'eau douce sont d'excellents indicateurs de pollution. Sur ce cliché : une vue du lac Léman.*



Serge Berton-Parimage

▼ *Dans les régions côtières, l'intérêt utilitaire des Algues est reconnu depuis des temps fort anciens. Au Portugal, les pêcheurs abandonnent durant une courte période leurs filets pour récolter les plantes de la mer.*





Photo Boubat - Top-Réalités

Cette pollution des lacs a été combattue avec succès dans la région d'Annecy. L'étude du plancton indiquait une dégradation de ce beau lac oligotrophe ainsi qu'une eutrophisation et une pollution croissantes. Un grand égout collecteur le ceinture maintenant entièrement. Les eaux usées sont ainsi récupérées et traitées, et non plus renvoyées dans le lac, mais dans le Fier, affluent du Rhône. Ainsi le lac, lentement, retrouve son plancton oligotrophe et la pureté de ses eaux.

Les Algues d'eau douce sont d'excellents indicateurs biologiques de la pollution : ainsi les *Batrachospermum* et les *Lemanea,* Rhodophycées d'eau douce, n'existent que dans les torrents ou les eaux courantes; l'espèce *Ceratium hirundinella* vit dans les étangs et les lacs eutrophes tandis que *Ceratium cornutum* ne prospère que dans les eaux acides dystrophes des étangs tourbeux en compagnie des grandes *Pinnularia* (Diatomées) et de nombreuses Desmidiées *(Micrasterias* et *Euastrum).* En revanche, les Cyanophycées, *Anabaena, Microcystis, Oscillatoria, Aphanizomenon,* forment des fleurs d'eau dans les étangs et les lacs eutrophes. Lorsque les eaux sont déjà très polluées, on trouve en grande quantité des Euglénophycées et parfois même des fleurs d'eau à *Euglena* rouges ou vertes. Enfin, dans les zones dites *polysaprobes* (zones où la pollution atteint son maximum), les Algues disparaissent presque entièrement et sont remplacées par des Bactéries sulfuraires comme *Beggiatoa* ou des Bactéries filamenteuses, tel *Sphaerotilus.*

Les Algues symbiotiques

De nombreuses Algues forment avec d'autres organismes animaux ou végétaux des symbioses, associations à bénéfices réciproques pour les deux partenaires. Les symbioses lichéniques entre Champignons et Algues vertes ou bleues sont bien connues et seront étudiées ultérieurement. Citons aussi les *Zoochlorelles,* Algues vertes Chlorococcales vivant en symbiose dans le tissu des Hydres d'eau douce ou des Éponges dulçaquicoles, les *Zooxanthelles* (Dinophycées), symbioses de nombreux Animaux marins. Les Cyanophycées du genre *Anabaena* se retrouvent dans les tissus des *Azolla* (Fougère aquatique) et dans les racines des *Cycas (Gymnospermes).* D'autres Cyanophycées unicellulaires forment des endocyanoses avec des Algues incolores où elles remplacent les plastes (*Glaucocystis,* par exemple).

Utilisation des Algues

Les Algues sont utilisées dans l'industrie, l'agriculture, la médecine et l'alimentation. Nous en reparlerons lors de l'examen des différentes espèces. Mais le rôle primordial des Algues n'est pas dans les utilisations multiples que nous avons brièvement indiquées. Leur importance se manifeste dans le milieu aquatique où elles constituent, grâce au phytoplancton, le premier maillon de la biogenèse. Elles sont le point de départ de la chaîne alimentaire, en captant grâce à l'énergie solaire le carbone du gaz carbonique et en faisant ensuite la synthèse des hydrates de carbone et de la matière organique. Ainsi le phytoplancton est dévoré par le zooplancton et certains Poissons planctonophages. Ce zooplancton sert à son tour de nourriture aux Poissons qui seront consommés par l'homme.

Les Algues ont produit au cours des temps géologiques d'importants dépôts calcaires (craies, par exemple) et siliceux; il se pourrait aussi qu'elles ne soient pas étrangères à la formation des gisements pétroliers.

Ce sont des Végétaux très anciens. Les premières formes fossiles remontent à près de 600 millions d'années (Précambrien) et semblent avoir été les ancêtres des Cyanophycées ou Algues bleues, probablement les mieux adaptées à vivre dans les conditions qui régnaient alors (température élevée et atmosphère très riche en azote). Par la suite, la composition de l'atmosphère se modifiant, les Algues rouges seraient apparues, puis dans des mers peu profondes les Algues brunes, avec au sommet de l'évolution les Chrysophycées et les Pyrrhophytes, et enfin les Chlorophycées. Ces dernières pourraient être à l'origine des plantes supérieures, tandis que les Chrysophycées, par l'intermédiaire des Spongiaires, seraient à la base de Métazoaires.



Claude Rives - Marina - Cedri

▲ *Les lames foliacées du* **Pseudolithophyllum expansum** *constituent une partie importante du concrétionnement calcaire des fonds coralligènes en Méditerranée.*

LES RHODOPHYTES

Les Rhodophytes, ou Algues rouges, ne comprennent qu'une seule classe, celle des *Rhodophycées.*

RHODOPHYCÉES

Elles constituent la majorité des Algues marines macroscopiques; on en connaît plus de quatre mille espèces dont moins de 2 % seulement se rencontrent dans les eaux douces. Généralement de taille modeste, elles mesurent de quelques millimètres à quelques décimètres. La couleur rouge qui les caractérise est cependant loin d'être uniforme puisque leur teinte peut varier du rose pâle au rouge vif et au violet.

Morphologie

L'appareil végétatif des Rhodophycées peut être de forme et d'importance très variables. Le plus simple est constitué par des groupes de cellules semblables entre elles, et entourées d'une enveloppe de gelée (certaines Bangiophycidées). A un degré plus évolué le thalle est formé de filaments dont toutes les cellules, sauf celles de la base, conservent la possibilité de se diviser; dans certains cas, les cloisonnements aboutissent à la formation de cordons ou de lames *(Bangia* et *Porphyra).*

L'appareil végétatif peut être beaucoup plus complexe : le thalle est alors formé de cladomes, c'est-à-dire de filaments à croissance terminale illimitée portant latéralement des filaments courts (ou pleuridies) à croissance limitée. L'axe filamenteux du cladome est soit unique (structure uniaxiale; Céramiales), soit constitué d'un faisceau de filaments à croissance synchrone (structure multiaxiale; la plupart des Némalionales). Les pleuridies peuvent se souder entre elles pour former un tissu cortical entourant plus ou moins étroitement l'axe cladomien.

Dans de nombreux cas (Némalionales, Gigartinales, Cryptonémiales), les cladomes ne naissent pas directement de la spore; celle-ci germe en donnant tout d'abord un protonema constitué de filaments rampants portant de petits bouquets de filaments dressés; certains des filaments dressés s'allongent et sont à l'origine d'un cladome. Cependant, si de nombreuses espèces sont ainsi constituées, certaines sont réduites toute leur vie au seul protonema (Acrochætiales), tandis que d'autres (Céramiales) ne comportent que des cladomes, le stade protonema étant « sauté ».

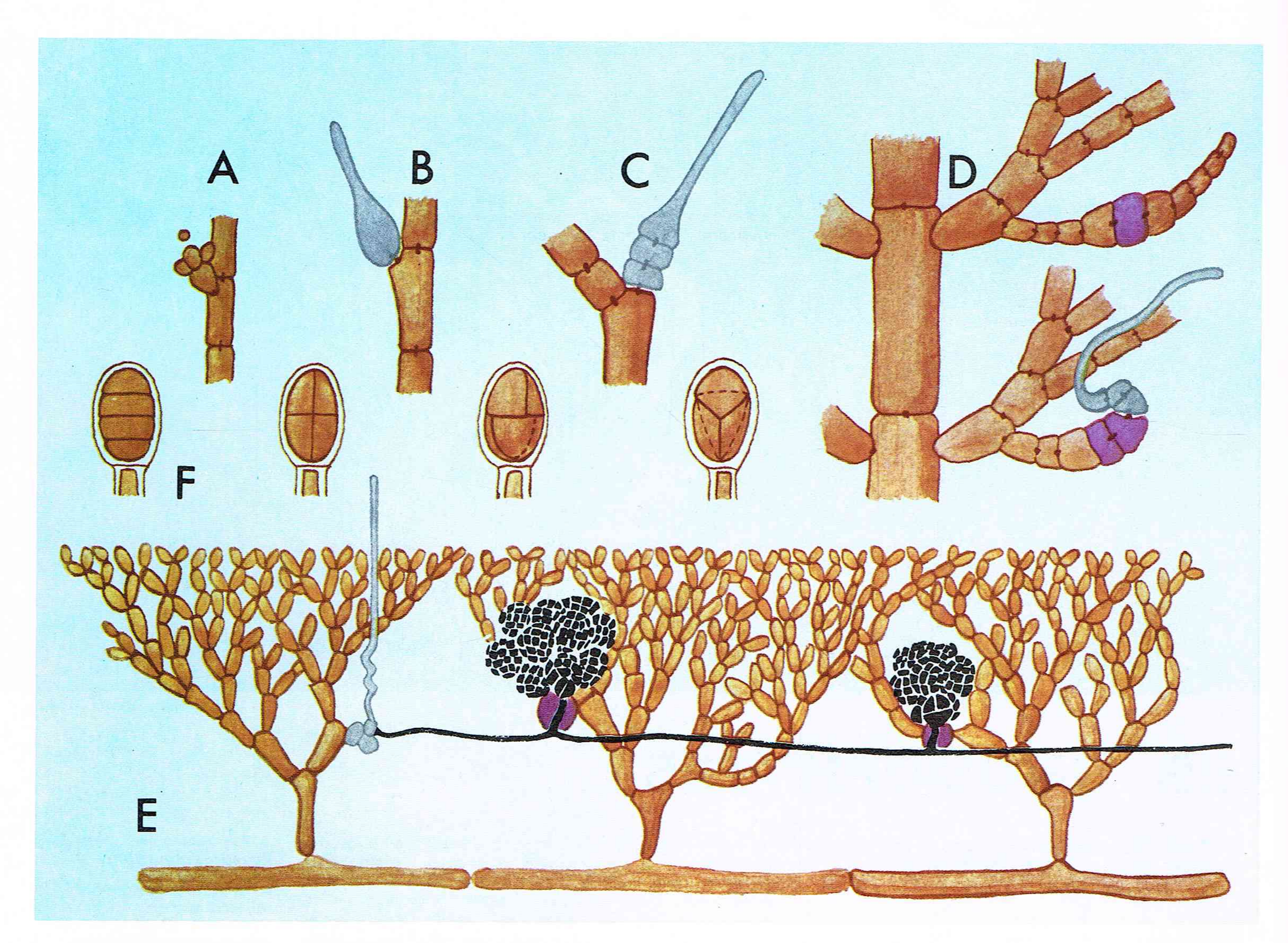
Cytologie

La paroi cellulaire est constituée d'un mélange de cellulose, de composés pectiques et de divers mucilages dans la composition desquels entrent d'importantes quantités soit de mannanes, soit de xylanes, soit de galactanes. Les parois se gélifient facilement; c'est pourquoi certaines espèces sont à l'origine de la fabrication industrielle de nombreux hydrocolloïdes. Certaines Rhodophycées (Corallinacées) fixent dans leurs parois cellulaires du carbonate de calcium associé à du carbonate de magnésium sous forme de calcite, tandis que chez d'autres le carbonate de calcium se dépose dans le mucilage intercellulaire sous forme d'aragonite.

Chez la grande majorité des Rhodophycées, la paroi qui sépare deux cellules voisines est pourvue d'une synapse, pore parfois assez large occupé par un bouchon lipo-protéique, en contact direct avec le cytoplasme des deux cellules.

Les cellules de ces Algues eucaryotes possèdent un ou plusieurs noyaux. Les plastes, rarement uniques dans les cellules et généralement dépourvus de pyrénoïdes, sont formés de thylacoïdes isolés les uns des autres. Ils supportent un complexe pigmentaire composé de chlorophylles a et d (de couleur verte), d'α et β carotènes (jaunes), de lutéine ou oxycarotène (jaune), de phycoérythrine (rouge) et de phycocyanine (bleue); ces deux derniers pigments, en proportions variables selon les espèces, sont des phycobiliprotéines qui masquent la couleur des chlorophylles.

Les Algues rouges synthétisent des réserves glucidiques proches des dextrines et du glycogène, sous la forme de grains d'amidon floridéen, épars dans le



▲ *A - Spermatocystes dont l'un a libéré une spermatie* (Acrochaetium). *B - Carpogone sans rameau carpogonial* (Acrochaetium). *C - Rameau carpogonial tricellulaire* (Nemalion). *D - Rameau carpogonial porté par un gonophore carpogonial (en bas); gonophore auxiliaire (en haut); ces deux figures illustrent le genre* Dudresnaya. *E - Carposporophyte (en noir) développé à partir d'un carpogone fécondé* (Platoma). *D'après Kuckuck. F - Tétrasporocystes des Floridées : type zoné, crucié, crucié-décussé, tétraédrique. En gris : carpogone et rameau carpogonial; en violet : cellules auxiliaires.*

cytoplasme, et non contenus à l'intérieur des plastes comme chez les Algues vertes et les plantes supérieures. En outre, elles élaborent des hétérosides particuliers résultant de l'union de galactose et de glycérol (floridoside) ou de mannose et d'acide glycérique (mannoglycérate de sodium). Ces hétérosides, qui s'accumulent dans les vacuoles, sont d'ailleurs diversement répartis selon les ordres.

Reproduction et multiplication

La multiplication se fait le plus souvent par reproduction sexuée au cours d'un cycle fondamentalement trigénétique, mais aussi par voies asexuée et végétative.

1) *Reproduction sexuée*. Un des caractères essentiels des Rhodophycées est l'absence de cellules reproductrices flagellées.

La reproduction sexuée se réalise par l'union, ou gamie, d'un gamète mâle et d'un gamète femelle, inertes l'un et l'autre, et de taille inégale. Ces deux sortes de gamètes peuvent se rencontrer soit sur un même thalle (espèces monoïques), soit, le plus souvent, sur des thalles distincts (espèces dioïques). Les thalles producteurs de gamètes sont des gamétophytes. Gamétophytes et gamètes présentent des noyaux à *n* chromosomes : ils sont haploïdes. Les gamètes se forment dans des gamétocystes résultant du développement d'une cellule mère végétative uninucléée. Chez les Bangiophycidées, les gamètes mâles, ou spermaties, proviennent des cloisonnements successifs et perpendiculaires entre eux d'une cellule végétative. Chez les Floridéophycidées, chaque spermatie est constituée par le contenu entier du gamétocyste mâle, ou spermatocyste ; les spermatocystes sont souvent groupés en bouquet. Dans tous les cas, les gamètes mâles, nus, dépourvus de flagelles et le plus souvent de plastes colorés, sont libérés et flottent dans la mer. Chaque gamète femelle, ou oosphère, jamais libéré, est constitué par le contenu immobile et uninucléé du gamétocyste femelle, le carpogone.

La rencontre d'un gamète mâle, transporté passivement par les mouvements de l'eau, avec un gamète femelle est due au hasard ; elle est toutefois facilitée par la structure du carpogone qui se prolonge par une petite papille *(Porphyra)* ou par un long poil, le trichogyne (chez les Floridéophycidées) ; la spermatie adhère à ce prolongement et, déversant son contenu dans le carpogone, réalise la fécondation de l'oosphère qui devient un zygote à 2 *n* chromosomes.

Le carpogone ainsi fécondé demeure fixé sur le gamétophyte. Chez les Floridéophycidées, il se développe en un petit édifice cellulaire diploïde plus ou moins complexe qui aboutira à la production de carpospores à 2 *n* chromosomes, issues de la transformation et de la libération du contenu de carposporocystes ; cet ensemble représente une génération distincte : le carposporophyte. Chez les Bangiophycidées, le contenu du carpogone fécondé se divise entièrement et directement en de nombreuses carpospores diploïdes qui sont ensuite libérées.

Les carpospores, ainsi émises dans le milieu extérieur, germent et donnent naissance à des thalles qui sont, le plus souvent, identiques par leur morphologie au gamétophyte, mais qui en diffèrent par le fait que leurs noyaux sont à 2 *n* chromosomes. A maturité, ces thalles diploïdes portent des sporocystes dont le contenu se transforme, après réduction chromatique, ou méiose, en quatre spores à *n* chromosomes, d'où le nom de tétrasporocystes donné à ces sporocystes, et de tétrasporophytes aux thalles qui les portent. Les tétraspores peuvent avoir une disposition cruciée, zonée ou tétraédrique. Libérées

dans le milieu extérieur, les tétraspores germent et se développent chacune en un gamétophyte haploïde.

Le cycle de reproduction comprend donc trois générations successives : le gamétophyte, le carposporophyte et le tétrasporophyte ; il est trigénétique. Si le gamétophyte et le tétrasporophyte sont morphologiquement identiques, ce qui est le cas de la plupart des espèces, on dit que le cycle est isomorphe *(Polysiphonia) ;* par contre, s'ils sont morphologiquement différents, on dit que le cycle est hétéromorphe *(Porphyra)*.

Ce cycle peut présenter des modifications plus ou moins importantes dont nous donnerons quelques exemples.

Chez certaines espèces, le gamétophyte et le sporophyte sont si dissemblables, par leur taille, leur morphologie et certains caractères anatomiques, qu'ils ont été longtemps considérés comme des espèces différentes, alors qu'ils constituent les deux phases complémentaires du cycle d'une même espèce, ce qui a pu être démontré par l'étude du développement de ces Algues en culture au laboratoire. C'est le cas par exemple de l'*Asparagopsis armata* dont le tétrasporophyte, à structure beaucoup plus simple et de taille plus petite que le gamétophyte, avait été désigné sous le nom de *Falkenbergia rufolanosa*. Le gamétophyte du *Porphyra umbilicalis* est représenté par des lames membraneuses pouvant atteindre 30 à 40 cm de longueur, tandis que son sporophyte, longtemps considéré comme une Algue autonome *(Conchocelis)*, est extrêmement réduit et constitué de filaments rampants ramifiés qui se développent à l'intérieur de coquilles vides en dissolvant le calcaire ; de plus, dans ce cas, la méiose s'effectue sans individualisation de tétrasporocystes.

Chez d'autres espèces, le gamétophyte paraissait seul représenté dans la nature (ex. : *Liagora farinosa* et *Nemalion multifidum*), et ce n'est que par des cultures en laboratoire qu'on a pu découvrir leur tétrasporophyte nain.

Dans d'autres cas, le cycle est encore plus profondément modifié. Chez certaines Phyllophoracées, le carpogone fécondé se développe non pas en un carposporophyte mais en un petit tétrasporophyte parasite constitué de filaments serrés les uns contre les autres et dont chaque cellule devient un tétrasporocyste ; on admet que la méiose a lieu à la formation des tétraspores. Enfin, chez certaines Némalionales *(Helminthocladia agardhiana)*, il n'existe pas de tétrasporophyte connu ; le noyau diploïde des carposporocystes se divise directement en donnant, après méiose, quatre spores, appelées carpotétraspores, qui, libérées, engendrent de nouveaux gamétophytes.

2) *Reproduction asexuée*. Chez certaines espèces existe, indépendamment du cycle sexué, la possibilité de se reproduire par des monospores mitotiques non nageuses, portées par des gamétophytes ou des tétrasporophytes, mais qui, dans tous les cas, redonnent en germant une génération identique à celle qui les a produites.

3) *Multiplication végétative*. Certaines espèces se multiplient par fragmentation du thalle.

CLASSIFICATION

Les Rhodophycées présentent une très grande diversité. Elles ont été réparties en deux sous-classes : les Bangiophycidées et les Floridéophycidées, ou Floridées.

● *Bangiophycidées*

Les Algues de cette sous-classe ont un appareil végétatif peu évolué, à croissance le plus souvent non localisée. Il n'y a généralement pas de synapses entre les cellules. Les organes sexuels sont peu différenciés (carpogone sans trichogyne). Le zygote se divise directement en carpospores et il ne constitue pas de véritable carposporophyte, comme chez les Floridées.

Trois ordres composent cette sous-classe : les Porphyridiales, les Bangiales et les Compsopogonales.

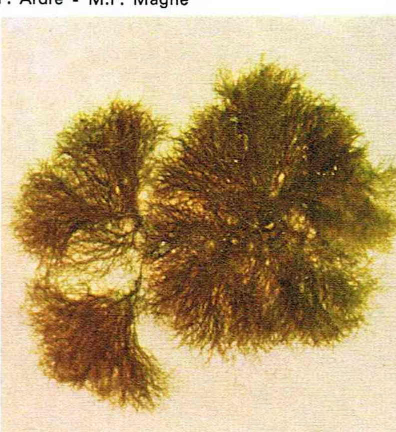
Porphyridiales

Ce sont des Algues formées de cellules isolées ou groupées en colonies gélatineuses ou filamenteuses qui se multiplient uniquement par bipartition ou par dissémination de cellules végétatives. Certaines sont marines *(Rhodosorus marinus)*, d'autres, comme le *Porphyridium cruentum*, constituent des plaques d'un rouge vineux sur la terre humide ou au bas des murs arrosés d'urine ou d'embruns.

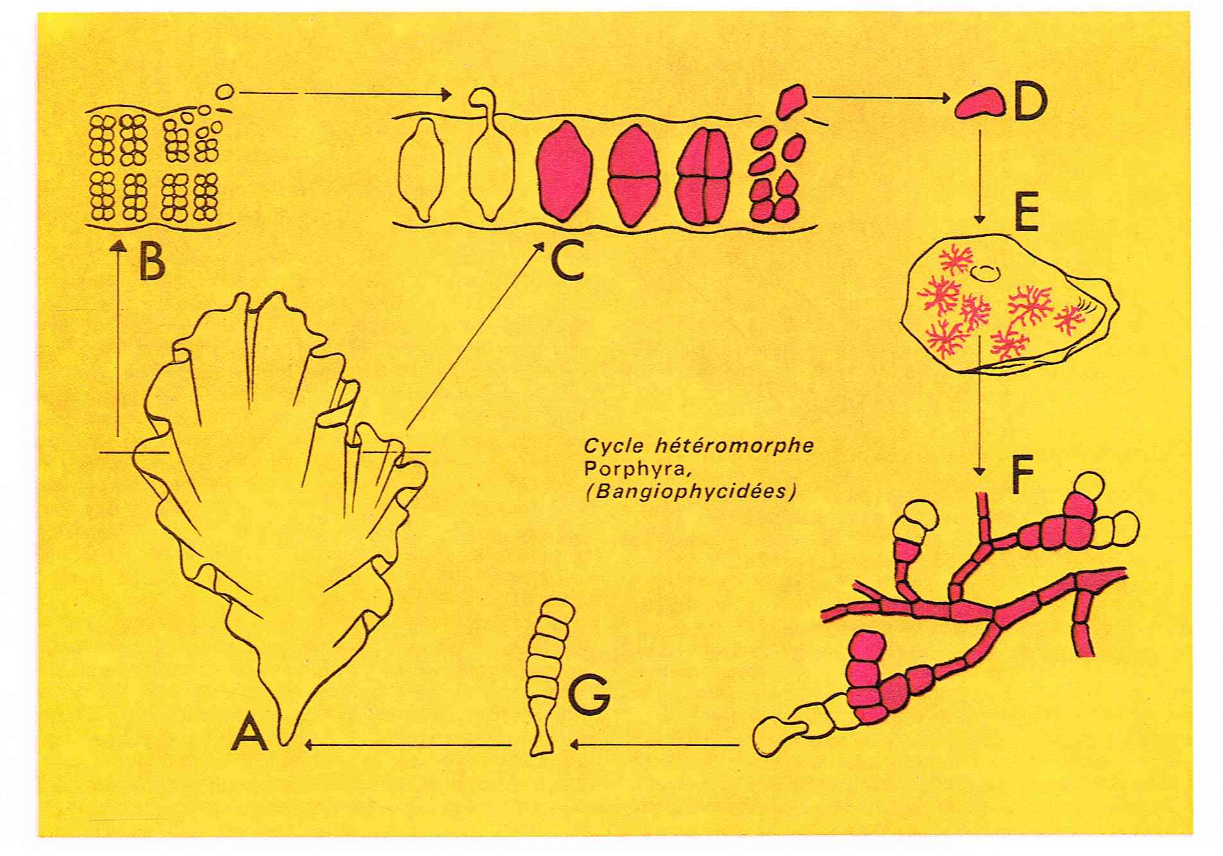
F. Ardré - M.F. Magne



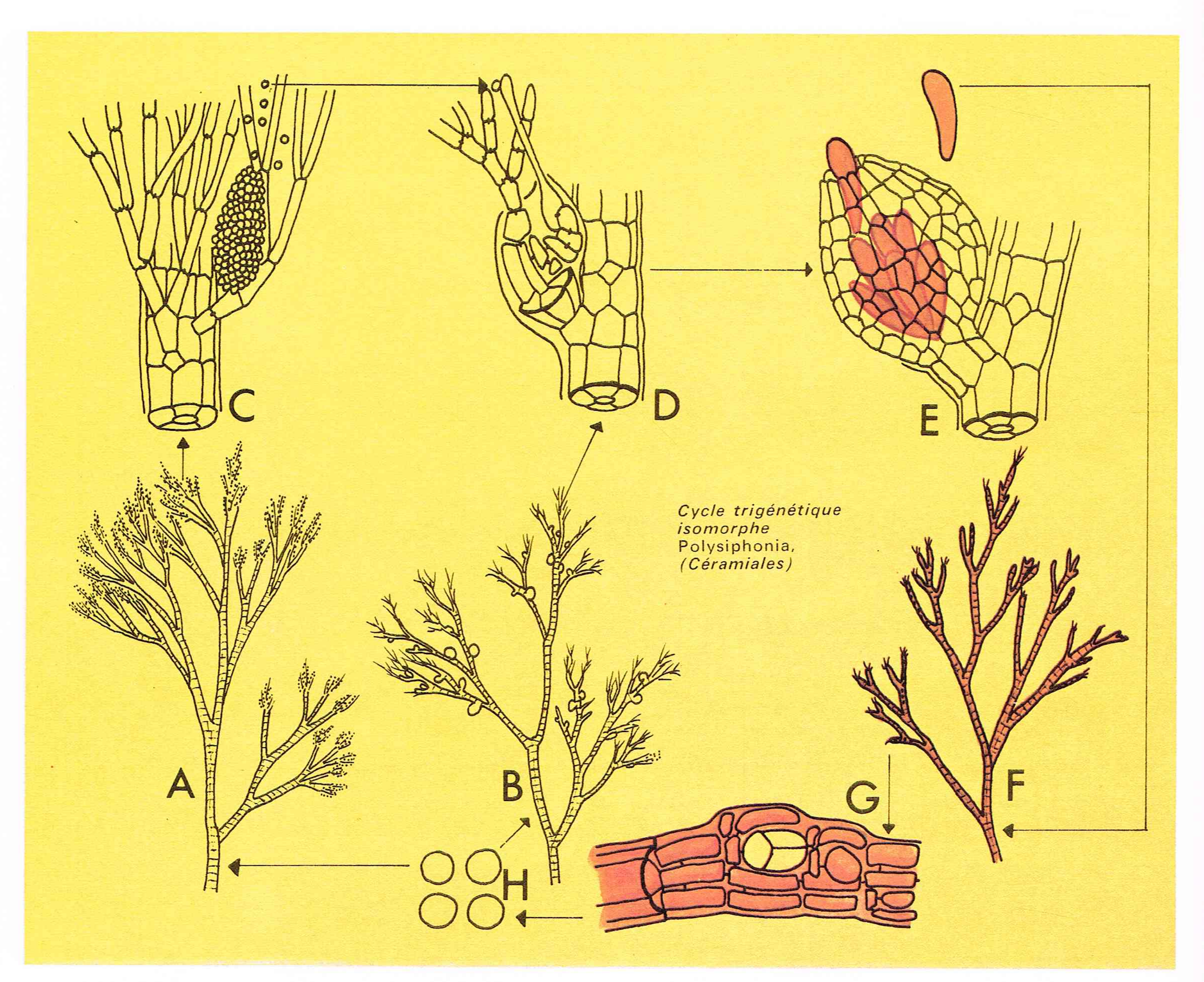
F. Ardré - M.F. Magne



▲ *Le gamétophyte d'*Asparagopsis armata *(en haut) est morphologiquement très différent du tétrasporophyte (en bas) qui fut longtemps considéré comme appartenant à un autre genre et reçut le nom de* Falkenbergia.



◀ *A - Thalle bisexué (gamétophyte). B et C - Coupes de la marge fertile, en B : cellules produisant des spermaties, en C : le carpogone après copulation devient un zygote qui se divise en carpospores. D - Une carpospore. E - Dans une coquille, filaments rampants ramifiés* (conchocelis = *sporophyte*), *engendrés par les carpospores. F - Détail d'un sporophyte produisant, après méiose, des spores ou conchospores. G - Jeune thalle engendré par une conchospore. En rouge : 2 n chromosomes.*



▲ *A - Gamétophyte mâle.*
B - Gamétophyte femelle.
C - Détail d'un gamétophyte mâle montrant deux trichoblastes, dont l'un, fertile, porte des spermatocystes qui libèrent des spermaties.
D - Détail d'un gamétophyte femelle montrant un trichoblaste fertile qui porte un gamétocyste femelle comprenant un rameau carpogonial avec carpogone et trichogyne.
E - Après la copulation se développe, en parasite sur le gamétophyte femelle, un carposporophyte, contenu dans une enveloppe protectrice; l'ensemble constitue un cystocarpe; le carposporophyte produit des carpospores.
F - Tétrasporophyte.
G - Détail d'un tétrasporophyte montrant la formation des tétrasporocystes, dont le contenu se divise en quatre tétraspores.
H - Tétraspores.
En rouge : 2 n *chromosomes.*

Bangiales

Leur thalle est filamenteux *(Erythrotrichia)* ou en cordon tubuleux *(Bangia)*, ou encore en lame mince *(Porphyra)*. Rappelons que les grandes lames membraneuses, abondantes sur les rochers, représentent le gamétophyte du *Porphyra*, tandis que le tétrasporophyte submicroscopique se développe dans le calcaire, en particulier dans les coquilles vides. Plusieurs espèces de *Porphyra* font l'objet d'une véritable culture au Japon.

Compsopogonales

Cet ordre est représenté par le seul genre *Compsopogon*. Le thalle, dont la couleur va du vert-bleu au violacé, est assez complexe et s'accroît par une cellule apicale. La reproduction, uniquement asexuée, se fait par des monospores.

Ces Algues vivent dans les eaux douces tropicales, mais on en a trouvé aussi dans le sud-ouest de la France, au cours d'années chaudes.

● Floridéophycidées ou Floridées

Cette sous-classe renferme la grande majorité des Algues rouges. La structure souvent complexe de leur thalle, la différenciation accentuée des organes sexuels et des carposporophytes, la présence constante de synapses entre les cellules sont leurs principales caractéristiques.

Les Floridéophycidées, ou plus simplement Floridées, se répartissent en huit ordres : Acrochætiales, Némalionales, Gélidiales, Gigartinales, Rhodyméniales, Cryptonémiales, Bonnemaisoniales et Céramiales. Leur distinction reposant essentiellement sur la situation du carpogone et sur le développement du carposporophyte, il convient de donner quelques indications à leur sujet.

Le carpogone peut résulter de la transformation d'une cellule végétative quelconque (Acrochætiales). Ou bien il est la cellule terminale d'un rameau adventif particulier, formé de quelques cellules le plus souvent non pigmentées, le rameau carpogonial (chez la plupart des Floridées). Enfin le rameau carpogonial peut être lui-même porté par un rameau adventif particulier, le gonophore carpogonial (chez les Cryptonémiales et Bonnemaisoniales).

Le carpogone fécondé, devenu zygote, demeure fixé sur le gamétophyte où il se développe en un petit carposporophyte diploïde qui produira des carpospores à 2 *n* chromosomes. La structure du carposporophyte et ses rapports avec le gamétophyte sur lequel il vit sont plus ou moins complexes.

Les Floridées les plus simples (Acrochætiales et Némalionales) ont un carposporophyte peu différencié : le carpogone fécondé se développe directement en un bouquet de courts filaments dont les cellules terminales

produisent les carpospores. Chez les Acrochætiales, le carposporophyte est constitué de cellules pigmentées, et, par conséquent, il présente une certaine autonomie par rapport au gamétophyte. Chez les Némalionales, les cellules du rameau carpogonial fusionnent entre elles, par disparition des cloisons transversales, et alimentent le jeune carposporophyte par migration de leurs réserves vers celui-ci : le carposporophyte est donc parasite du gamétophyte.

Chez les Floridées plus évoluées, le jeune carposporophyte dépourvu de pigments est un parasite obligatoire : sa nutrition et son développement sont assurés par le gamétophyte dont certaines cellules spécialisées jouent un rôle plus ou moins complexe.

Dans certains cas, le développement du carposporophyte s'effectue grâce à des cellules nourricières situées au voisinage du carpogone vers lequel migrent leurs riches réserves nutritives. Ces cellules nourricières se forment avant la maturation du carpogone (Bonnemaisoniales) ou ne se différencient qu'après sa maturation (Gélidiales).

Dans d'autres cas (Gigartinales, Rhodyméniales, Cryptonémiales et Céramiales), c'est le noyau du zygote, ou un de ses descendants, qui migre dans une autre cellule, la cellule auxiliaire. Le carpogone fécondé bourgeonne, produisant alors des filaments plus ou moins longs qui rampent entre les tissus du gamétophyte et vont à la rencontre de cellules auxiliaires; par l'intermédiaire d'un de ces filaments, dits de jonction, chaque cellule auxiliaire reçoit un noyau diploïde, et c'est à partir de cette jonction que s'édifie ensuite un groupe de carpospores. Chaque filament de jonction peut ainsi fusionner successivement avec plusieurs cellules auxiliaires; à partir d'un seul carpogone fécondé, il peut donc y avoir plusieurs groupes de carpospores. Si les cellules auxiliaires sont très proches du rameau carpogonial, les filaments de jonction sont très courts : on nomme alors procarpe cet ensemble rameau carpogonial et cellules auxiliaires associées. Le développement parasite du carposporophyte diploïde provoque fréquemment une réaction des tissus haploïdes du gamétophyte qui, dès ce moment, élabore une enveloppe protectrice; l'ensemble carposporophyte-enveloppe protectrice constitue un cystocarpe, comparable au fruit des plantes à fleurs *(Polysiphonia)*.

Acrochætiales

Ces Algues de petite taille, souvent épiphytes, ont des thalles filamenteux, simples ou ramifiés. Il n'y a pas de rameau carpogonial différencié. Le carposporophyte, constitué de cellules à plastes pigmentés, n'est pas totalement parasite *(Acrochaetium)* ou ne paraît même être nullement parasite *(Rhodochorton purpureum)* sur le gamétophyte.

Le cycle de reproduction de nombreuses espèces n'est pas encore élucidé.

Némalionales

Cet ordre comprend des espèces marines et des espèces d'eau douce. Les gamétophytes, relativement grands (jusquà 30 cm pour les *Nemalion,* les *Helminthora),* sont constitués de cladomes uniaxiaux ou multiaxiaux, tandis que les tétrasporophytes, de taille si réduite que nombre de ceux-ci, inconnus dans la nature, n'ont été découverts que par des cultures en laboratoire (chez les *Nemalion, Liagora, Helminthora, Scinaia, Lemanea*), sont formés de thalles filamenteux comparables aux thalles des Acrochætiales.

Le carpogone est porté par un rameau carpogonial dont les cellules ont pour fonction de nourrir le jeune carposporophyte.

Les gamétophytes des espèces marines ont une structure multiaxiale. Le *Nemalion helminthoides,* formé de cordons cylindriques, élastiques, de consistance gélatineuse mais ferme, vit sur les rochers battus du littoral. Les *Liagora,* aux thalles incrustés de calcaire, abondent dans les mers chaudes.

Les espèces d'eau douce *(Batrachospermum, Lemanea),* à structure uniaxiale, se rencontrent fréquemment dans les eaux pures.

Claude Rives - Cedri



▲ **Chrysymenia ventricosa,** ***Algue annuelle qui apparaît en janvier pour disparaître en automne. Cette espèce est fréquente en Méditerranée.***

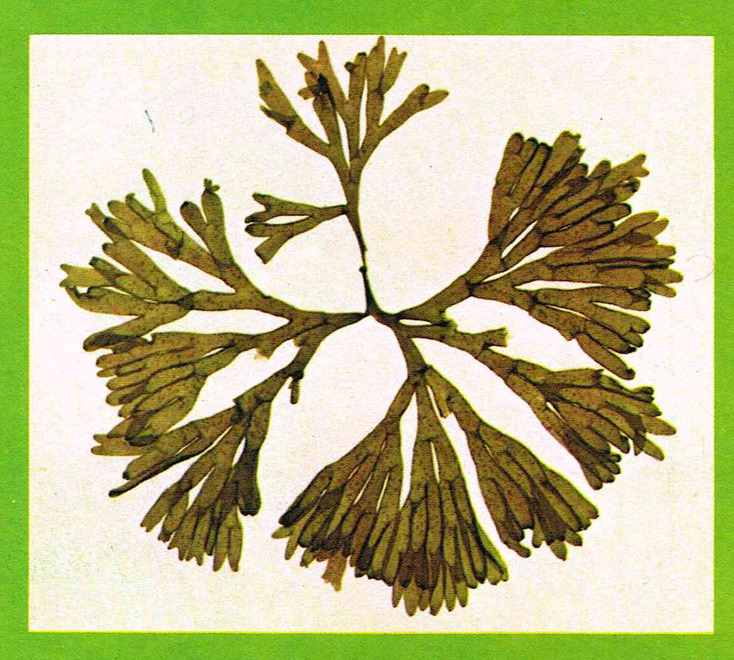
Gélidiales

Leur fronde, à structure cladomienne uniaxiale, à ramifications pennées, est de consistance cornée ou cartilagineuse. Les rameaux carpogoniaux sont réduits aux carpogones; un tissu nourricier abondant permet le développement des carposporophytes. Le cycle est trigénétique isomorphe. Cet ordre ne comprend qu'une seule famille.

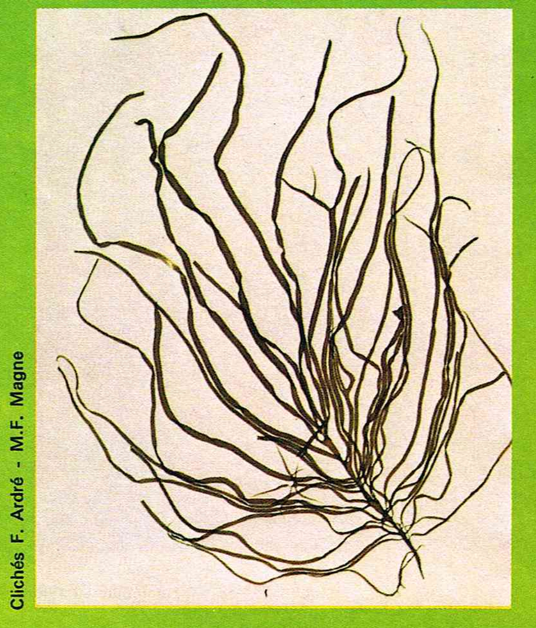
Les espèces des genres *Gelidium* et *Pterocladia,* particulièrement répandues dans les mers tempérées et chaudes, constituent la principale matière première pour la préparation de l'agar-agar, ou gélose.

Gigartinales

C'est un vaste groupe (plus de vingt familles) d'Algues marines d'aspects très variés, à structure cladomienne uni- ou multiaxiale. Les groupes de carpospores se développent à partir de cellules auxiliaires qui sont des cellules végétatives intercalaires quelconques appartenant à des rameaux courts ordinaires, non différenciés. Les cellules auxiliaires peuvent être nombreuses, plus ou moins éloignées du carpogone fécondé auquel elles sont unies par des filaments de jonction; à partir d'un seul carpogone fécondé, chaque cellule auxiliaire peut être à l'origine d'un bouquet de carpospores *(Platoma, Calosiphonia)*. Dans les formes plus évoluées, il n'y a plus qu'une cellule auxiliaire située à proximité du rameau carpogonial;











Clichés F. Ardré - M.F. Magne



De gauche à droite et de haut en bas :
Scinaia furcellata *(Némaloniales)*, Gastroclonium ovatum *(Rhodyméniales)*, Dumontia filiformis, Dilsea carnosa *(Cryptonémiales)*, Polysiphonia elongata, Apoglossum ruscifolium *(Céramiales)*. *Rhodophycées récoltées à Roscoff.*

ainsi cet ensemble, rameau carpogonial et cellule auxiliaire, forme un procarpe qui, après la fécondation, ne produira qu'un seul bouquet de carpospores *(Gracilaria, Plocamium, Sphaerococcus)*.

La plupart des espèces ont un cycle trigénétique isomorphe. Signalons cependant qu'il a fallu cultiver certaines Algues en laboratoire pour montrer que des espèces considérées comme autonomes du fait de leur morphologie et de leur structure très différentes constituent en réalité deux phases d'une même espèce. C'est le cas de l'*Halarachnion ligulatum* dont le gamétophyte est une lame gélatineuse profondément incisée, longue d'une vingtaine de centimètres, tandis que son tétrasporophyte (désigné auparavant sous le nom de *Cruoria rosea*) forme une croûte discoïde de quelques millimètres de diamètre, appliquée sur les rochers ou les coquilles mortes. De même, chez des espèces des genres *Neurocolon, Turnerella, Gigartina,* les gamétophytes sont dressés et de taille relativement grande, alors que les tétrasporophytes sont de petites croûtes rampantes. Rappelons aussi que chez certains *Gymnogongrus,* le zygote donne naissance à un petit tétrasporophyte parasite du gamétophyte.

Les espèces du genre *Gracilaria* (Gracilariacées), qui peuvent atteindre une cinquantaine de centimètres de longueur, ont des thalles à structure cladomienne uniaxiale soit arrondis, soit aplatis. Le *Plocamium coccineum* (Plocamiacées) et le *Sphaerococcus coronopifolius* (Sphærococcacées), à structure uniaxiale, forment des touffes rouge vif, finement ramifiées. Le *Furcellaria fastigiata* (Furcellariacées), à consistance cartilagineuse, est formé de cladomes multiaxiaux cylindriques à ramifications pseudo-dichotomes. La famille des Gigartinacées renferme des espèces à cladomes multiaxiaux, à consistance souvent cartilagineuse, élastique *(Chondrus crispus, Gigartina stellata)*.

Plusieurs produits industriels, comme l'agar-agar et la carragahénine, dérivés de diverses Gigartinales *(Gracilaria, Eucheuma, Hypnea, Chondrus, Gigartina)*, ont de nombreuses applications.

Rhodyméniales

Ce groupe restreint (deux familles) et relativement homogène diffère des Gigartinales, dont il est assez voisin, par la situation des cellules auxiliaires qui sont terminales et non intercalaires. Le cycle est trigénétique isomorphe ; il reste cependant à élucider chez certaines espèces. Les thalles sont formés de cladomes multiaxiaux.

Dans la famille des Rhodyméniacées, le *Rhodymenia palmata,* abondant dans le nord de l'Atlantique, est une espèce très polymorphe qui peut atteindre une quarantaine de centimètres de longueur. Le *Fauchea repens* rampe sur les concrétions coralligènes par 20 à 30 m de fond dans la Méditerranée et dans la région de Gibraltar. Les Champiacées ont des thalles cylindriques, ramifiés, plus ou moins creux, avec souvent des constrictions régulières *(Lomentaria, Champia, Chylocladia, Gastroclonium)*.

Cryptonémiales

Cet ordre, qui renferme une douzaine de familles, rassemble des Algues d'aspects très divers, formées de cladomes uni- ou multiaxiaux, dressés ou en croûtes rampantes, incrustés ou non de calcaire. Toutes ces Algues sont caractérisées par la présence de gonophores carpogoniaux et de cellules auxiliaires. Chez certaines espèces (des genres *Thuretella, Gloiosiphonia, Schimmelmannia*), il n'existe qu'un seul type de gonophore, à la fois carpogonial et auxiliaire : après la fécondation, les filaments de jonction fusionnent directement avec les cellules du gonophore pour donner un amas de carpospores. Chez d'autres espèces *(Dudresnaya, Dumontia)*, on observe, en plus des gonophores carpogoniaux, d'autres gonophores qui ne portent pas de carpogone mais qui se terminent par une file plus ou moins longue de cellules végétatives : ce sont les gonophores auxiliaires ; par l'intermédiaire des filaments de jonction, les cellules auxiliaires de ces gonophores, plus ou moins distants des gonophores carpogoniaux, donneront naissance à des bouquets de carpospores.



F. Magne

▲ *Lames minces en éventail du* **Peyssonelia rubra**, *fréquent en Méditerranée.*

On a longtemps considéré que toutes les Cryptonémiales avaient un cycle trigénétique de type isomorphe, mais des cultures en laboratoire ont montré que certaines d'entre elles présentaient un dimorphisme marqué entre un gamétophyte bien développé et dressé, et un tétrasporophyte nain à structure peu différenciée. C'est le cas d'espèces des genres *Thuretellopsis, Pikea, Gloiosiphonia,* dont les tétrasporophytes sont des croûtes rampantes plus ou moins étendues, et d'espèces des genres *Acrosymphyton, Schimmelmannia* et *Halymenia,* à tétrasporophytes submacroscopiques, formés de filaments rampants.

Quelques exemples donneront un aperçu de la diversité des Algues de ce groupe.

Le *Dudresnaya verticillata,* qui vit en été à très basse mer ou plus profondément, est une Algue d'un beau rose, très gélatineuse, formée de cladomes uniaxiaux ramifiés portant des verticilles de pleuridies.

D'autres espèces sont en forme de lames plus ou moins larges à structure uniaxiale *(Kallymenia)* ou multiaxiale *(Dilsea)*.

Des thalles rampants, en éventail plus ou moins lobé, dont la structure résulte de la soudure latérale des filaments axiaux, caractérisent la famille des Peyssonneliacées.

Une famille particulièrement remarquable, celle des Corallinacées, comprend des espèces calcifiées, à structure cladomienne multiaxiale plus ou moins évoluée. Leur thalle se présente sous divers aspects, soit fortement calcifié en lames minces ou en croûtes épaisses mamelonnées et même branchues *(Lithophyllum, Lithothamnium)*, soit en frondes dressées et ramifiées, formées d'articles à tissus fortement calcifiés, unis entre eux par des portions non calcifiées *(Corallina, Jania)*. Les organes reproducteurs sont logés dans des conceptacles qui communiquent avec l'extérieur par un ou plusieurs pores. Ces Algues sont répandues dans toutes les mers du globe. Dans les mers tropicales, elles participent à la formation des récifs coralliens. De plus, elles sont d'un grand intérêt pour les géologues.

Bonnemaisoniales

Cet ordre ne renferme qu'un petit nombre de genres répartis en deux familles (Bonnemaisoniacées et Naccariacées). Le gonophore carpogonial se termine par un bouquet de cellules nourricières, et porte latéralement le rameau carpogonial souvent réduit au carpogone. Leur thalle, à structure cladomienne uniaxiale très évoluée, se rapproche de celui des Céramiales.

Ces Algues sont caractérisées par la présence de cellules sécrétrices particulières, les ioduques, qui libèrent de l'iode. En outre, cet ordre renferme des espèces dont le cycle trigénétique comporte des tétrasporophytes si différents des gamétophytes qu'ils n'étaient pas classés dans les mêmes genres que ces derniers. Tel est le cas de l'*Asparagopsis armata*, d'origine australienne et apparu sur les côtes européennes en 1925, dont le gamétophyte possède une morphologie et une anatomie très différenciées, et dont le tétrasporophyte, de structure beaucoup plus simple, fut longtemps rattaché à un autre genre et nommé *Falkenbergia rufolanosa*.

▼ **Gelidium sesquipedale :** *cette espèce et celles qui appartiennent au même groupe sont utilisées dans la préparation de l'agar-agar.*



F. Ardré - M.F. Magne



Claude Rives - Marina - Cedri

Céramiales

Les Céramiales sont les plus évoluées des Floridées. Bien que cet ordre ne comprenne que quatre familles (Céramiacées, Delessériacées, Dasyacées, Rhodomélacées), il renferme à lui seul les 2/5 des genres des Floridées. Les Céramiales ont des procarpes dont la cellule auxiliaire ne se forme qu'après la fécondation. Leur cycle est trigénétique isomorphe.

Toutes les Céramiales ont une structure cladomienne uniaxiale; pourtant elles ont des aspects très divers.

Chez les Céramiacées, où des cellules sécrétrices réfringentes à contenu protidique sont fréquentes, les frondes sont filamenteuses et formées d'axes très ramifiés portant de courts rameaux latéraux, ou pleuridies. Ces pleuridies peuvent être disposées en verticilles ou opposées *(Antithamnion)*. Chez les *Ceramium,* aux extrémités souvent recourbées en tenailles, les pleuridies forment un cortex en anneaux. Les pleuridies peuvent être absentes, comme chez les *Griffithsia* aux grosses cellules vésiculeuses ou chez les fins *Callithamnion*.

Les frondes des Rhodomélacées *(Polysiphonia, Chondria, Laurencia),* abondamment ramifiées, généralement cylindriques, mais parfois aplaties, ont un type de structure très complexe. Leurs axes sont entourés par un manchon continu de pleuridies verticillées, souvent représentées par leurs seules cellules basales; de plus, certains axes secondaires, à croissance limitée, sont réduits à des poils ramifiés, les trichoblastes, en général dépourvus de plastes pigmentés; ce sont des trichoblastes modifiés qui portent les organes sexués.

Dans la famille des Delessériacées, les frondes sont en lames minces, foliacées, plus ou moins découpées, prenant parfois l'aspect de feuilles de Dicotylédones. Chez le très beau *Delesseria sanguinea,* par exemple, qui peut atteindre 15 à 30 cm de longueur, les « nervures » contiennent les axes des cladomes, tandis que les pleuridies latérales, développées dans un plan et coalescentes, forment le « limbe ». Chez d'autres espèces plus petites *(Apoglossum ruscifolium, Hypoglossum woordwardii),* chaque fronde est parcourue par une « nervure » médiane qui porte des frondes plus petites. Le *Polyneura hilliae* forme une grande lame membraneuse, orbiculaire, qui peut atteindre 30 cm de diamètre; ce thalle est constitué d'une seule couche de cellules dans les parties jeunes, et de plusieurs couches dans les parties âgées. La fronde très mince et délicate du *Nitophyllum punctatum* est presque entièrement composée d'une seule couche de cellules; elle peut être parsemée de taches sombres (d'où son nom spécifique) formées par les tétrasporocystes groupés en sores.

Biologie et écologie

Les Rhodophycées sont presque toutes marines; cependant quelques-unes vivent en eau douce (les *Batrachospermum* et les *Lemanea,* certains *Bangia* et *Hildenbrandtia*) ou sur la terre et les murs humides *(Porphyridium)*. Elles se rencontrent dans toutes les mers du globe et sous toutes les latitudes. Si de nombreux genres sont cosmopolites, d'autres sont restreints à certaines régions.

La plupart vivent fixées sur les rochers, les coquilles ou sur d'autres Algues, depuis le niveau de la haute mer jusqu'à des profondeurs d'autant plus grandes que les eaux sont plus transparentes; dans la Méditerranée, on peut en rencontrer jusqu'à — 130 m, tandis que dans les eaux plus troubles de la Manche elles ne croissent pas au-delà d'une quarantaine de mètres de profondeur. La présence de leurs pigments surnuméraires (en particulier la phycoérythrine) leur permet de capter l'énergie des radiations vertes qui seules pénètrent le plus profondément dans la mer.

Les Corallinacées, fortement incrustées de calcaire, concourent avec les Madréporaires, les coquilles et les squelettes de divers Invertébrés à la formation des bancs coralliaires, des récifs et des atolls. Ces Algues forment une protection efficace contre la houle, et elles cimentent entre elles les différentes parties hétérogènes des récifs. Sur le littoral de la Méditerranée occidentale, le *Lithophyllum tortuosum* constitue sur les rochers battus par la houle une corniche épaisse appelée « le trottoir »,

dont la partie supérieure est presque horizontale. Certaines espèces de ce groupe *(Lithothamnium calcareum* et *L. corallioides)*, non fixées, s'accumulent en assez grande quantité à faible profondeur; elles constituent le « maërl » exploité en Bretagne.

Certaines Rhodophycées, qu'on peut à peine qualifier de semi-parasites, sont bien pigmentées et photosynthétiques, mais elles vivent sur d'autres Algues en enfonçant dans leurs tissus des rhizoïdes ou des filaments *(Polysiphonia lanosa* épiphyte sur *Ascophyllum nodosum)*. D'autres espèces sont des parasites obligatoires; généralement de petite taille et presque totalement dépourvues de pigments, elles parasitent des espèces bien déterminées; certaines même, comme le *Janczewskia verrucaeformis* qui forme de petites tumeurs sur le *Laurencia obtusa,* sont étroitement apparentées à leur hôte, présentant des organes reproducteurs quasi identiques et des particularités cytologiques communes.

Utilisation

Au Japon, les *Porphyra* jouent un rôle particulièrement important dans l'alimentation. Les thalles, séchés ou torréfiés après récolte, sont vendus sous le nom de « nori »; ils constituent la base de nombreux plats nationaux. Les cultures, très développées et largement répandues le long du littoral japonais, sont pratiquées depuis très longtemps, probablement dès le début du XVIIIe siècle. Cette exploitation n'a cessé de progresser au cours des dernières décennies, occupant actuellement plus d'un demi-million de travailleurs, avec un chiffre d'affaires qui dépasse largement celui de la culture des huîtres perlières. Il est à noter à ce propos que la productivité a considérablement augmenté à la suite de la découverte du cycle du *Porphyra;* c'est un excellent exemple des conséquences bénéfiques imprévisibles d'une découverte effectuée dans un domaine, celui du cycle des Algues, apparemment dépourvu d'intérêt pratique. L'utilisation des Algues marines comme nourriture pour l'homme est faible en dehors des pays d'Extrême-Orient; citons cependant le *Rhodymenia palmata,* qui, frais ou séché, est consommé en Islande, en Irlande, en Écosse et au Canada; cette Algue est aussi utilisée pour l'alimentation du bétail.

Il existe une thérapeutique à base de certaines Rhodophycées. L'*Alsidium helminthochorton,* vendu en pharmacie sous le nom de « mousse de Corse », est un vermifuge efficace contre les oxyures. Le *Rhodymenia palmata,* utilisé en décoction, provoque une forte sudation. Le *Delesseria sanguinea* possède une puissante action anticoagulante, supérieure même à celle de l'héparine.

Les parois cellulaires des Algues rouges renferment des composés pectiques complexes dont les dérivés sont à la base de nombreuses applications. L'extraction de ces colloïdes ressort d'un principe de fabrication simple mais elle exige des moyens importants et une technologie élaborée. Les principaux hydrocolloïdes fournis par les Algues rouges sont l'agar-agar et la carragahénine.

Producteur essentiel de l'agar-agar jusqu'à la Seconde Guerre mondiale, le Japon a été imité par de nombreux pays. Ce sont essentiellement des Gélidiales *(Gelidium, Pterocladia)*, qui sont utilisées en Europe, aux États-Unis et au Japon, et aussi des Gigartinales *(Gracilaria, Eucheuma, Hypnea)*, communes dans certaines régions (Californie, Amérique du Sud, Afrique du Sud, Australie, Japon). Les Algues sont récoltées à marée basse sur les rochers qui se découvrent, ou bien elles sont cueillies en profondeur, en plongée.

Dans le commerce, l'agar, ou gélose, se présente sous forme de poudre blanche, translucide, sans goût et sans saveur. C'est essentiellement un polysaccharide constitué de molécules de galactose unies en 1-3, et estérifiées en 4 par l'acide sulfurique. Insoluble dans l'eau froide mais soluble dans l'eau bouillante, la gélose donne par refroidissement des gels consistants; cette propriété la rend d'un emploi classique dans les laboratoires pour la culture des Bactéries et des Champignons. Outre cet usage et des applications d'ordre pharmaceutique (excipient), odontologique (pâtes employées pour les empreintes) et médical (régulation de l'intestin), l'industrie moderne a développé dans divers domaines des applications multiples dont nous ne citerons que quelques exemples : l'agar remplace les empois et les gommes pour encoller les papiers, pour apprêter et imperméabiliser les tissus, pour donner du vernis et de la rigidité aux cuirs; il peut entrer dans la fabrication des linoléums, des soies et des cuirs artificiels, et des isolants contre le son et la chaleur; dans l'industrie photographique, il tend à remplacer la gélatine car il permet de fabriquer des films huit fois moins épais que les films ordinaires, et qui, de plus, résistent aux températures tropicales. L'agar est aussi employé dans l'alimentation comme épaississant.


R. Doumic - Atlas photo

▲ ***La culture des* Porphyra *est largement répandue au Japon.***

◀ ***Page ci-contre : Les frondes dressées du* Corallina officinalis*, aux articles fortement calcifiés, sont fréquentes sur les rochers battus.***

C'est à partir du *Gigartina stellata* et surtout du *Chondrus crispus* qu'on extrait la carragahénine. Le *Chondrus crispus,* encore appelé « mousse d'Irlande » ou « carragheen », est récolté dans le nord de la France et de la péninsule Ibérique, et dans divers pays comme l'Irlande, la Grande-Bretagne, le Canada et les États-Unis. On cueille les thalles sur les rochers, à marée basse, ou, comme ils poussent à de faibles profondeurs, on les arrache à l'aide de sortes de grands râteaux, à partir de petites barques.

La carragahénine est, comme l'agar, un polygalactose sulfurique; elle fournit des gels, moins consistants que la gélose, qui exercent une action épaississante, gélifiante ou stabilisante. Les grands secteurs d'utilisation de ces composés sont l'industrie pharmaceutique, l'industrie des cosmétiques, mais surtout l'industrie alimentaire où ils sont incorporés dans des produits sucrés ou salés, mais essentiellement lactés (boissons, glaces, fromages, flans, puddings, crèmes, etc.).

Le « maërl », nom donné aux accumulations de certaines Algues calcaires *(Lithothamnium calcareum* et *L. corallioides)*, fait l'objet d'une exploitation intensive au large des côtes bretonnes. Il constitue un amendement calco-magnésien très apprécié pour les sols acides; dans l'alimentation animale (chevaux, porcs, volailles, bovins), il apporte, en plus du calcium et des sels minéraux, divers oligo-éléments nécessaires au métabolisme.

Signalons enfin le rôle des Corallinacées pour la datation des terrains. La plupart des genres actuels existaient déjà à l'ère tertiaire. Ces Algues à thalles incrustés de calcaire sont en effet admirablement conservées dans les terrains sédimentaires, même très anciens, et constituent des documents paléontologiques précieux. Pour les étudier, on effectue des plaques très minces, translucides et, par là même, observables au microscope. Ainsi, on peut étudier l'anatomie de ces Algues fossiles et, par comparaison avec les données relatives aux Algues actuelles, reconstituer leur distribution et même apprécier les conditions écologiques dans lesquelles elles vivaient à ces époques lointaines (profondeur, température et salinité de la mer).

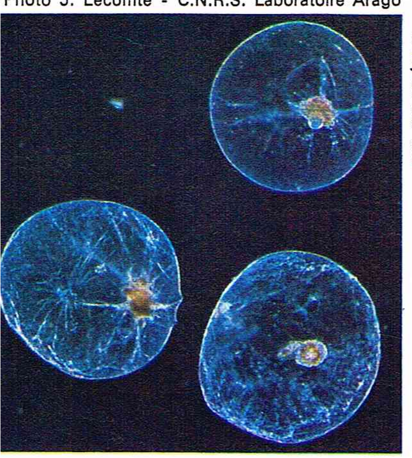
▼ ***L'accumulation de certaines Algues calcaires (*Lithothamnium*) donne le maërl. Celui-ci fait l'objet, au large des côtes bretonnes, d'une exploitation intensive qui pourrait conduire à un épuisement des gisements.***


Claude Rives - Marina - Cedri

Photo J. Lecomte - C.N.R.S. Laboratoire Arago - Banyuls-sur-Mer

LES PYRRHOPHYTES

Photo J. Lecomte - C.N.R.S. Laboratoire Arago - Banyuls-sur-Mer



▲ *Phénomène des eaux rouges (en haut) dû à la prolifération de Péridiniens,* **Noctiluca miliaris** *(en bas).*

Nous rangerons dans cet embranchement des Algues unicellulaires et presque toujours mobiles et biflagellées. Leurs plastes renferment de la chlorophylle a et de la chlorophylle c et parfois des biliprotéines bleue et rouge très voisines de celles des Cyanophycées et des Rhodophycées. On y trouve du carotène, des xanthophylles variées donnant aux plastes une teinte brune, qui vire au rouge ou au bleu si les biliprotéines sont abondantes. Les réserves sont constituées par de l'amidon qui est toujours dans le cytoplasme et non dans les plastes comme chez les Chlorophytes *(amidon extraplastidial)*. L'embranchement des Pyrrhophytes comprend :

1° *Les Cryptophycées :* cellules ayant deux flagelles à insertion ventrale, sortant d'une dépression profonde : le cytopharynx.

2° *Les Dinophycées :* également à deux flagelles, l'un transversal entourant la cellule, l'autre longitudinal; la cellule est pourvue d'un gros noyau à chromosomes bien visibles.

CRYPTOPHYCÉES

Ce petit groupe d'Algues flagellées, unicellulaires, libres et mobiles comprend une vingtaine de genres et une centaine d'espèces dulçaquicoles, marines ou saumâtres. Les cellules nageuses toujours de très petite taille sont comprimées latéralement en forme de haricot et montrent, vers l'apex, un sillon qui se termine en une invagination en doigt de gant : le *cytopharynx* ou *vestibule*. Ce cytopharynx est entouré, le plus souvent, par de petits grains, les trichocystes, qui peuvent sous des actions diverses (colorants chimiques, chaleur, pression) se détendre en un long filament. Du sommet du cytopharynx sortent latéralement deux flagelles presque de même longueur et revêtus de poils très fins (les mastigonèmes). Le flagelle le plus long a des mastigonèmes en deux séries latérales, tandis que le plus court n'en possède que sur un côté.

La cellule a une membrane mince, mais ferme, dont l'examen au microscope électronique révèle qu'elle est formée de pièces rectangulaires ou hexagonales. Elle présente un plaste brun, bleu ou rouge, enveloppant, pariétal, parfois divisé en deux et possédant chez certaines espèces un pyrénoïde (organite protéique globuleux). L'amidon souvent abondant entoure le pyrénoïde et se dépose à la surface du plaste. Les Cryptophycées sont partagées en deux ordres : les *Tétragonidiales* et les *Cryptomonadales*.

Tétragonidiales

Cet ordre renferme un seul genre dulçaquicole, *Tetragonidium,* avec la seule espèce *T. verrucatum*. Celle-ci a un thalle unicellulaire coccoïde, à paroi cellulosique; elle est immobile, de forme grossièrement tétraédrique (d'où le nom du genre), et longue de 12 à 18 μ. Cette cellule se transforme en sporocyste, donnant des zoospores biflagellées ressemblant à un *Chroomonas*. On rencontre l'espèce dans les mares tourbeuses.

Cryptomonadales

Les espèces constituant cet ordre sont unicellulaires, libres et mobiles; le thalle se multiplie par bipartition longitudinale; les formes libres flagellées peuvent devenir palmelloïdes et s'enkyster; il existe plusieurs genres, marins et dulçaquicoles. La reproduction sexuée par isogamie a été observée.

Le genre *Cryptomonas* groupe une cinquantaine d'espèces d'eau douce et marines, dont la cellule présente un cytopharynx bien développé avec une gaine de trichocystes. Les *Chroomonas* ont un cytopharynx réduit et un petit nombre de trichocystes alignés. Le plaste est brun, rouge ou bleu.

Le genre *Chilomonas* comprend des espèces dépourvues de chlorophylle, qui mènent une vie saprophyte; elles sont communes dans les eaux douces riches en matières organiques.

DINOPHYCÉES

Cette classe est la plus riche en formes et la plus variée que comptent les Pyrrhophytes. Elle renferme des Algues unicellulaires, le plus souvent planctoniques; la plupart des espèces sont mobiles, mais certaines sont fixées sur des Algues microscopiques. Les cellules nageuses possèdent trois sillons : le *sulcus* longitudinal, d'où part le flagelle postérieur rigide, le *cingulum,* sillon transversal où ondule le fouet antérieur, et le *présulcus,* moins bien développé. Le flagelle longitudinal est pourvu de deux séries de petits mastigonèmes de 0,5 μ de longueur; le flagelle transversal est aplati en forme de ruban ondulé et possède des mastigonèmes de 2 μ disposés en une seule série. Les *pusules,* non contractiles, au nombre d'une ou de deux, sont des sacs vacuolaires souvent lobés ou ramifiés qui débouchent à l'extérieur par un fin canal au voisinage des cratères flagellaires. Il semble que l'appareil pusulaire ait une fonction d'excrétion. Le noyau de très grande taille également nommé *dinocaryon* montre des filaments chromosomiques irrégulièrement enchevêtrés.

Les plastes, bruns ou plus rarement bleus ou rouges, ont des lamelles formées par trois thylacoïdes. Ils contiennent des chlorophylles a et c, du β carotène et des xanthophylles nombreuses et variées, et parfois des biliprotéines; ils portent souvent des pyrénoïdes. Les matériaux de réserve sont des lipides et de l'amidon extraplastidial. Certaines espèces sont pourvues d'un stigma rouge placé dans la région sulcale, stigma indépendant des plastes.

La multiplication se fait par division végétative longitudinalement ou obliquement. La reproduction sexuée est connue chez quelques espèces. Il s'agit d'isogamie ou d'hétérogamie. La méiose se produira lors de la germination du zygote formé par la fusion des gamètes mâle et femelle.

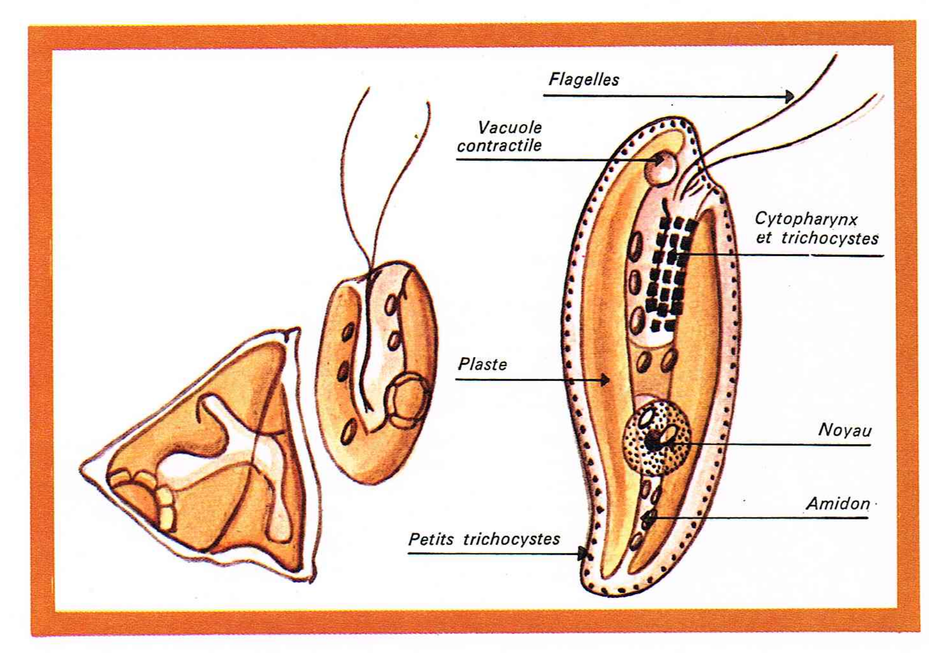
La classe des Dinophycées peut se diviser en deux sous-classes : les *Adinophycidées,* qui groupent les organismes dépourvus des sillons flagellaires et dont les deux fouets sont à insertion apicale, et les *Dinophycidées,* à cellules possédant les deux sillons flagellaires longitudinal et transversal.

● *Adinophycidées*

Dans les Adinophycidées, nous retiendrons trois ordres, celui des *Desmocapsales,* celui des *Prorocentrales* et celui des *Desmomastigales.* Le premier renferme des cellules à membrane mince et groupées dans une gelée, cellules qui donneront des zoïdes comparables aux *Desmomastigales.* Ces dernières se caractérisent par des cellules solitaires également à membrane mince et mobiles grâce à deux flagelles apicaux (genre marin *Desmomastix*). Les *Prorocentrales* ont en revanche une épaisse membrane cellulosique bivalve souvent percée de pores (genre *Exuviella*). Dans les trois ordres, les sillons font défaut mais il y a deux flagelles apicaux, l'un dirigé suivant l'axe longitudinal, l'autre ondulant autour du premier dans un plan perpendiculaire. Ainsi ces flagelles ont-ils des mouvements identiques à ceux des Dinophycidées. Le plus souvent, les Adinophycidées, organismes marins, renferment deux plastes se faisant face avec chacun un pyrénoïde. Les cellules ont un gros noyau, du type du dinocaryon, et parfois, mais pas toujours, une pusule.

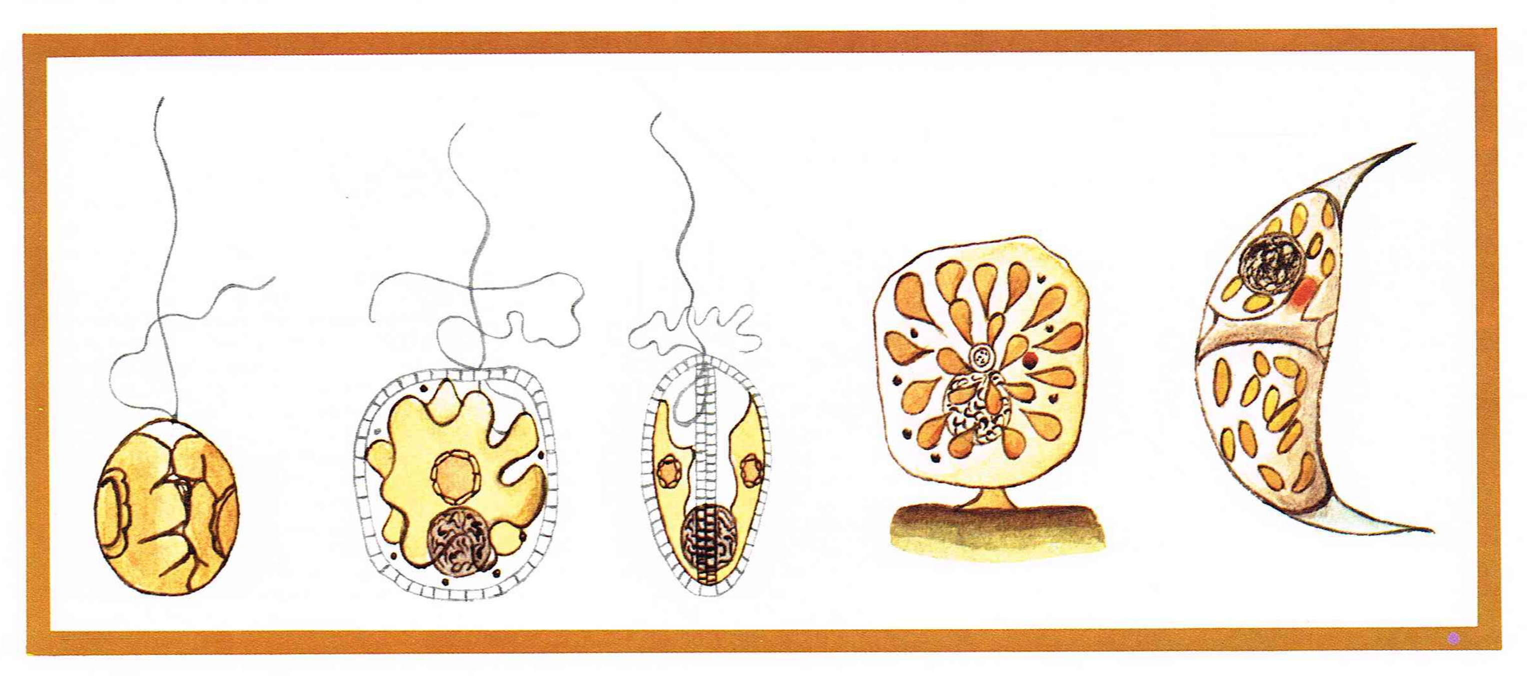
● *Dinophycidées*

Cette sous-classe groupe toutes les Dinophycées qui montrent à un stade quelconque de leur vie des cellules flagellées possédant un fouet transversal et un fouet longitudinal logés chacun dans un sillon. Nous la diviserons en cinq ordres : les *Dinotrichales :* formes filamenteuses à zoospores du type indiqué ci-dessus; les *Dinococcales :* formes immobiles, unicellulaires, à membrane ferme et zoospores biflagellées; les *Dinophysiales,* formes unicellulaires biflagellées à membrane épaissie



▲ **Tetragonidium verrucatum,** ***d'après Pascher (× 1 500). A gauche, cellule végétative avec pyrénoïde; à droite, une zoospore.*** **Cryptomonas,** ***figure schématisée montrant la cytologie.***

▼ ***De gauche à droite :*** **Desmomastix globosa** ***schématisé d'après Pascher (× 1 650), cellules à deux plastes pariétaux avec pyrénoïdes.*** **Exuviella mariae-lebouriae,** ***schématisé d'après M. Parke (× 1 640); à gauche, cellule de face, à droite, vue de profil.*** **Dinococcus africanus** ***(× 1 940), cellule végétative fixée.*** **Cystodinium steinii** ***(× 840), cellule végétative se transformant en spore du type*** **Gymnodinium.**



M. Ricard



▲ **Ornithocercus quadratus** ***(Dinophysiale).***

en coque (ou thèque) bivalve; les *Péridiniales,* formes unicellulaires biflagellées à membrane ou à thèque entière ou formée d'un nombre constant de plaques juxtaposées, et les *Ébriales,* formes unicellulaires flagellées à squelette siliceux interne.

Dinotrichales

Dans cet ordre sont placées les Dinophycées ayant une organisation filamenteuse ramifiée. Ces Algues sont constituées par un protothalle très simple, microscopique, dont les cellules se transforment en sporocystes; les zoospores sont biflagellées avec un flagelle transversal et un autre longitudinal. Il en existe deux genres, marins, *Dinothrix* et *Dinoclonium.*

Dinococcales

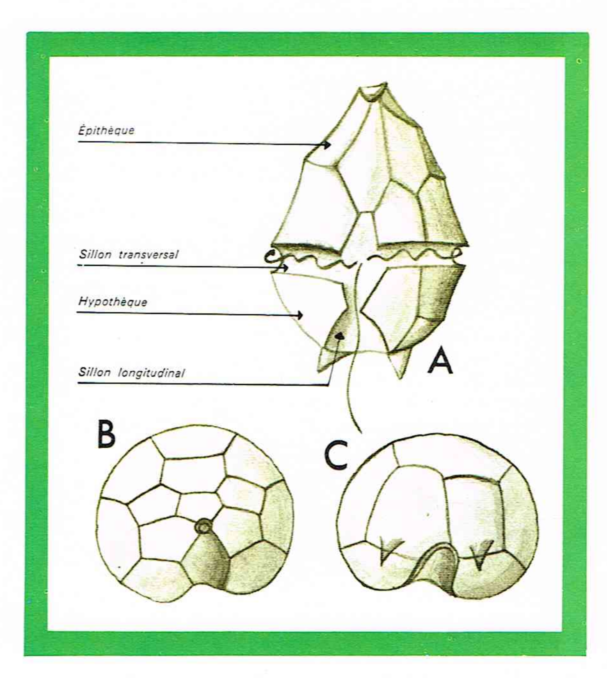
Cet ordre comprend des espèces constituées par un thalle unicellulaire immobile à parois de cellulose, donnant un sporocyste à zoospores nageuses toujours biflagellées du type de *Gymnodinium.* Les Dinococcales sont marines ou dulçaquicoles. Nous citerons le genre *Pyrocystis,* marin, et les genres *Dinococcus* et *Cystodinium,* d'eau douce.

Les *Zooxanthelles* sont des Dinococcales qui vivent en symbiose dans les tissus des Animaux marins. Elles sont particulièrement abondantes dans les grands Mollusques du Pacifique, bénitier ou tridacne. Ce sont des cellules arrondies avec une membrane sans sillon, des plastes bruns, un gros noyau, qui peuvent donner des zoospores biflagellées du type dinophycéen.

Les *Blastodiniales* renferment un grand nombre d'espèces parasites d'organismes marins. On y trouve des parasites de Diatomées, de Ciliés, de Radiolaires, de Mollusques, de Vers, de Crustacés, de Tuniciers, de Poissons et même de Péridiniens. Les cellules végétatives sont immobiles et sans flagelle, et, lors de la multiplication, elles donnent un très grand nombre de petites zoospores ayant l'aspect de minuscules Dinophycées ressemblant suivant les cas à des *Gymnodinium,* des *Gyrodinium* ou des *Cochlodinium* (voir les travaux de Chatton).

Dinophysiales

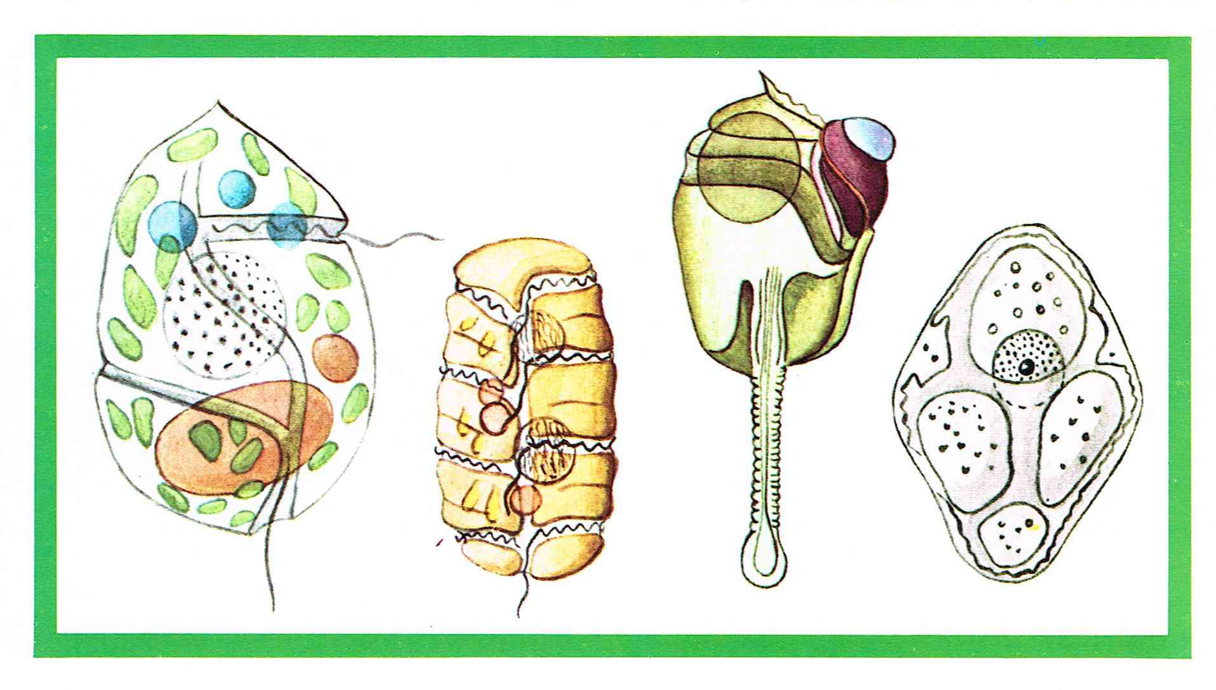
Ces organismes unicellulaires mobiles appartiennent tous au phytoplancton marin. La cellule est entourée d'une thèque cellulosique bivalve avec une suture longitudinale située dans le plan de symétrie. Le sillon transversal avec un flagelle partage la thèque en deux parties; l'une, supérieure, assez réduite : l'*épithèque,* l'autre, inférieure, de plus grande taille, l'*hypothèque.* Le flagelle longitudinal est situé sur la suture réunissant les deux valves de l'hypothèque. Dans cet ordre, nous trouverons les genres *Dinophysis* et *Ornithocercus* (où le sillon transversal est entouré de deux ailes très élégantes).



Péridiniales

Les organismes de cet ordre sont toujours unicellulaires, mobiles avec deux flagelles, l'un transversal, l'autre longitudinal. La membrane est soit mince et nue, soit épaisse et divisée en un nombre constant de plaques polygonales. Cet ordre est très riche en genres et en espèces, surtout marines, et est partagé en une vingtaine de familles. Parmi les genres à membrane nue, sans plaque, citons les *Gymnodinium* à sillon transversal médian, les *Gyrodinium* et les *Cochlodinium* à sillon transversal tordu en hélice. Deux genres marins de ce groupe sont vraiment extraordinaires : *Erythropsis* et *Polykrikos.* Le premier possède une ocelle, sorte de stigma complexe qui rappelle un œil primitif. Le second est formé d'une chaîne de *Gymnodinium* sans cloison transversale et groupant par exemple quatre noyaux, huit sillons transversaux et leurs flagelles, et huit flagelles longitudinaux.

Les Noctiluques sont proches des *Gymnodinium,* mais elles sont globuleuses, dépourvues de plaste et ont des



▶ *De gauche à droite :* **Gyrodinium melo** *d'après Kofoid et Swezy (× 960), avec plastes verts de forme irrégulière; espèce marine.* **Polykrikos schwartzii** *d'après Kofoid et Swezy (× 490), forme à deux noyaux, quatre sillons transversaux et huit flagelles.* **Erythropsis pavillardii** *(× 480), d'après Kofoid et Swezy; gros noyau à gauche, à droite, ocelle, en bas, tentacule rétractile.* **Ebria tripartita,** *d'après Hovasse (× 1 640). Les deux flagelles n'ont pas été représentés, le cytoplasme est incolore avec des inclusions huileuses, l'endosquelette est siliceux.*

flagelles très réduits. Elles peuvent, en plus de la division végétative, produire de très nombreux gamètes flagellés du type du *Gymnodinium,* mais avec un seul fouet longitudinal et un sillon transversal réduit. Parfois les Noctiluques se multiplient de façon prodigieuse et colorent l'eau de la mer en jaune-rouge (phénomène comparable à celui des eaux rouges des mers tropicales causé par des *Gonyaulax*) : l'eau a alors l'aspect gélatineux granuleux d'une soupe de tapioca (côtes bretonnes en 1972).

Les genres à thèques avec plaques polygonales sont très nombreux. Nous citerons les trois genres les plus abondants dans le plancton marin : a) le genre *Peridinium* avec plus de cinq cents espèces où l'hypothèque est toujours formée de sept plaques tandis que l'épithèque en possède treize ou quatorze; b) le genre *Gonyaulax* avec une hypothèque de huit plaques et une épithèque de neuf à quatorze plaques; c) le genre *Ceratium* qui présente une grande corne médiane à l'épithèque et deux ou trois cornes à l'hypothèque.

Ébriales

Cet ordre renferme un petit nombre d'organismes unicellulaires, marins, planctoniques, qui nagent en suivant une piste sinueuse, capricieuse, rappelant la démarche d'un homme pris de boisson (du latin *ebrius* = ivre). Les deux genres actuels : *Ebria* et *Hermesinum* ont un squelette siliceux interne formant une sorte de cage bâtie autour d'une baguette axiale à trois ou quatre branches disposées en trépied. Les cellules, dépourvues de plaste, ont un gros noyau et deux flagelles. Cet ordre se rattache aux Dinophycées par l'aspect du noyau et se rapproche beaucoup des *Gymnaster* qui sont des *Gymnodinium* incolores avec les sillons caractéristiques et qui possèdent eux aussi deux étoiles siliceuses à cinq branches qui entourent le noyau. Les Ébriales renferment de nombreux genres fossiles connus depuis la base du Tertiaire.

Écologie et biologie des Dinophycées planctoniques

Comme nous l'avons dit, la plupart des Dinophycées sont des organismes unicellulaires phytoplanctoniques. Le phytoplancton est constitué par un ensemble d'organismes microscopiques qui flottent dans l'eau au gré des courants. Il comprend également d'autres groupes d'Algues, comme certaines Chlorophycées, des Cyanophycées et surtout des Diatomées. L'étude du phytoplancton marin et dulçaquicole est riche d'enseignements, aussi bien du point de vue biologique que du point de vue écologique; nous allons donc en parler plus en détail, tout en nous référant en particulier aux Dinophycées, abondantes surtout dans les mers chaudes (environ trois cent cinquante espèces en Méditerranée).

Comme les plantes terrestes, le phytoplancton est soumis à des variations saisonnières cycliques, en ce qui concerne tant la présence des espèces que la quantité des individus d'une espèce donnée ; on connaît maintenant les *cycles annuels* en de nombreux points de pleine mer et le long des côtes. L'étude de ces cycles a permis d'observer une succession de phénomènes qui se répète assez régulièrement; c'est surtout pendant la période chaude estivale que l'on rencontre des Péridiniens, alors que durant les mois froids d'hiver prédominent les Diatomées. Cette variation est essentiellement quantitative, car, du point de vue qualitatif, c'est entre décembre et février qu'on observe la plus grande diversité d'espèces de Péridiniens. Toutefois certaines d'entre elles sont observables toute l'année, alors que d'autres sont uniquement estivales ou hivernales. Pour donner une idée de ces variations périodiques, nous citerons les travaux de Marchesoni, qui a étudié cet intéressant phénomène dans la lagune de Venise et dans la mer Adriatique. Cet auteur a récolté, pendant un cycle annuel complet, cinquante-deux espèces de Dinophycées, dont vingt du genre *Peridinium,* dix-sept du genre *Ceratium,* cinq du genre *Gonyaulax,* etc. Pour chacune de ces espèces il a étudié la courbe quantitative annuelle, et a montré que les Péridiniens prédominent en juillet et août; durant ces maximums saisonniers, il a compté de quatre cents à cinq cents individus par litre d'eau, alors que certaines espèces de Diatomées pullulaient à raison de cinquante-cinq mille à soixante mille individus dans le même volume d'eau. Pour quelques *Ceratium,* dont les *C. furca, C. fusus* et *C. pulchellum,* on observe deux maximums saisonniers, l'un en décembre-janvier, et l'autre en juillet-août. On a également constaté que le milieu lagunaire est tributaire, en ce qui concerne la vie du phytoplancton, de la zone marine et que le phytoplancton pénètre dans les lagunes, surtout sous l'action des marées.

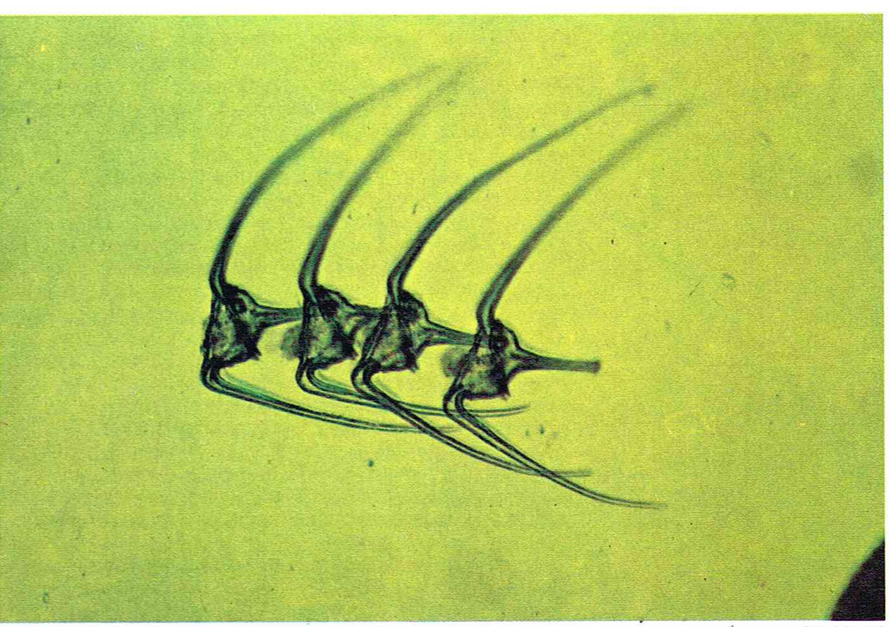
On voit donc que la quantité de Péridiniens est très modeste par rapport à celle des Diatomées, mais qu'elle représente cependant une importante part de la biomasse marine et qu'elle a un rôle non négligeable du point de vue alimentaire pour le zooplancton (Protozoaires, Copépodes, etc.), ainsi que pour les représentants de la zone pélagique comme les gros Crustacés, les Poissons, etc.

La périodicité du cycle annuel des Péridiniens existe aussi dans les eaux douces, c'est-à-dire dans les lacs, où on a pu l'étudier avec soin. Dans ce milieu également, les Péridiniens se trouvent généralement en moindre quantité — en ce qui concerne les espèces et les individus — que les Diatomées. Dans le lac du Bourget, on dénombre six espèces de Péridiniens; il y en a cinq dans le lac d'Annecy et sept dans celui de Zurich. Le lac Léman renferme onze espèces mais c'est le lac Balaton (Hongrie) qui atteint le record de quinze espèces de Dinophycées. Un grand nombre de ces espèces lacustres sont cosmopolites : cependant quelques-unes, dont *Peridinium wisconsinense* ou *P. limbatum,* sont particulières à l'Amérique du Nord.

Les causes provoquant la périodicité du cycle du phytoplancton sont nombreuses et complexes, et dépendent autant des variations des caractéristiques du milieu (température, oxygène dissous, azote, phosphore) que des relations existant entre les divers composants du phytoplancton et du zooplancton.

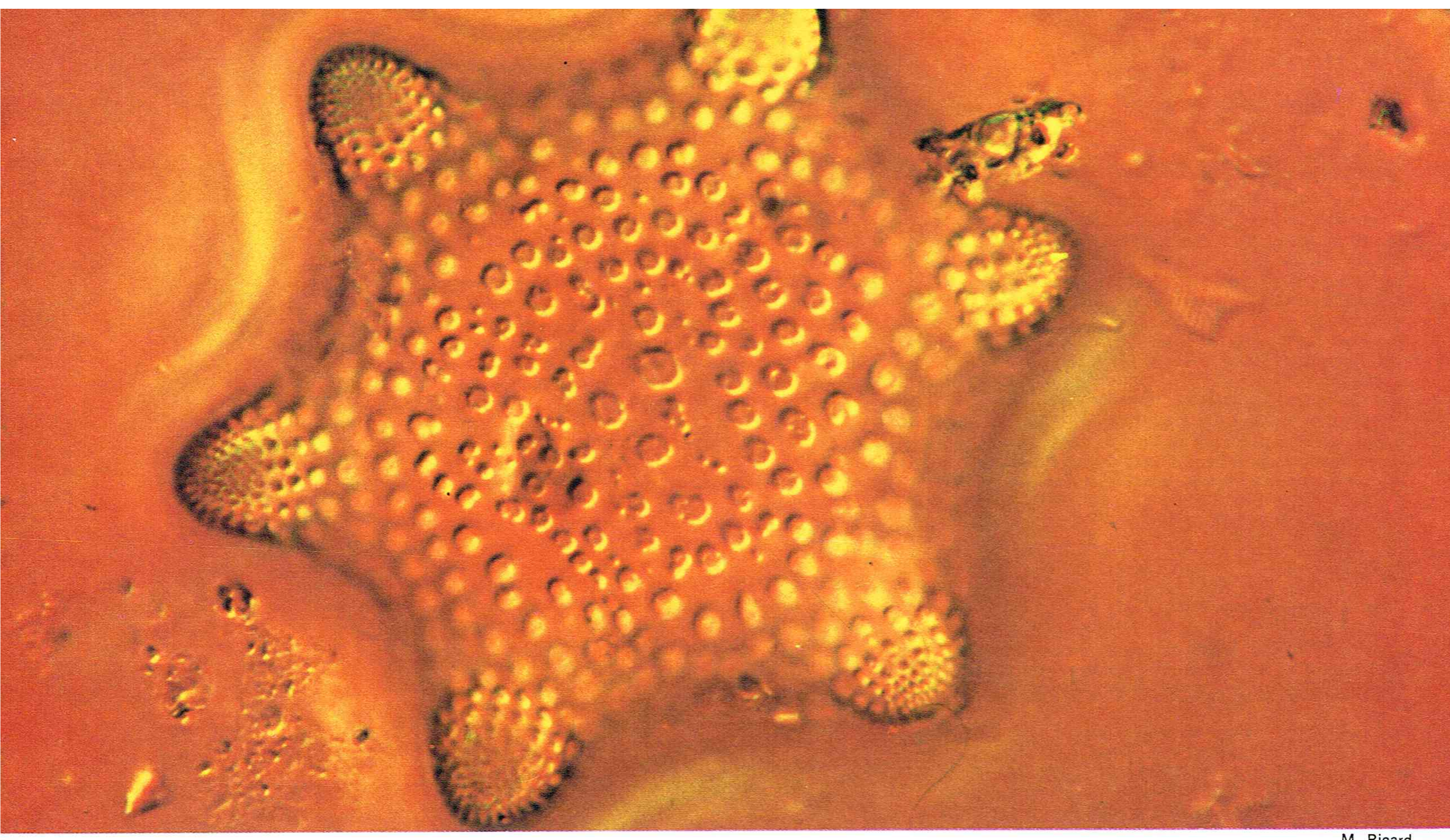
Certaines espèces de Péridiniens des mers tropicales des genres *Gonyaulax, Amphidinium,* etc., par leur reproduction active, donnent lieu au phénomène des « eaux rouges » : apparition brutale en un lieu donné d'une quantité prodigieuse d'organismes appartenant le plus souvent à une seule espèce. Ce phénomène, comparable aux « fleurs d'eau » des eaux douces, est fort dangereux pour les populations de Poissons, et ce pour diverses raisons : consommation énorme d'oxygène, engorgement mécanique des branchies et aussi intoxication par des substances du type alcaloïde produites par ces Péridiniens. La consommation des Poissons ainsi intoxiqués est très dangereuse pour l'homme. Et ceci nous incite à mettre en garde le lecteur contre l'utilisation alimentaire du phytoplancton marin. Signalons enfin que certaines Dinophycées marines sont la principale cause de la phosphorescence des mers.

◀ *Page ci-contre :* **Peridinium bipes** *(× 1 200). Détail des plaques cellulosiques.*
A - Cellule de face.
B - L'épithèque vue par-dessus avec le pore central et les quatorze plaques.
C - Hypothèque vue par le dessous avec les sept plaques.



▼ **Ceratium vultur** *var.* **sumatranum.** *Formation coloniale.*

M. Ricard



M. Ricard

LES CHROMOPHYTES

▲ **Triceratium reticulum *f.* hexagonalis.** *Diatomée centrique abondante dans le plancton marin.*

Dans ce grand groupe, nous trouverons, à côté de formes simples, unicellulaires et souvent microscopiques, des Algues à structure plus complexe et de grande taille comme les Fucus et les Laminaires de nos côtes.

Toutes ces Algues ont en commun les caractères suivants : présence de chlorophylles a et c portées sur des plastes à lamelles formés de trois thylacoïdes ; absence de chlorophylle b ; abondance de xanthophylles et de caroténoïdes ; β carotène, fucoxanthine, lutéine ; absence de biliprotéines ; spores nageuses (zoospores ou gamètes), le plus souvent à deux flagelles inégaux, l'un lisse, l'autre avec mastigonèmes ; réserves de polysaccharides (laminarine des Phéophycées, chrysolaminarine des Chrysophycées et Diatomées) contenues dans des vacuoles, et absence d'amidon.

Nous distinguerons cinq classes dans cet embranchement : Chrysophycées, Diatomophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Raphidophycées. Les trois premières ont des plastes bruns ou jaunes, les deux dernières des plastes verts parfois un peu jaunâtres.

Les *Diatomophycées* unicellulaires ou coloniales se reconnaissent facilement à la logette siliceuse bivalve enveloppant toujours la cellule.

Les *Phéophycées* ne sont jamais unicellulaires mais ont toujours un thalle à structure complexe, et on y rencontre deux types de zoosporocystes, produisant zoospores ou gamètes : des sporocystes uniloculaires (sac non cloisonné) et des sporocystes pluriloculaires (sac cloisonné en logettes).

Les *Chrysophycées,* le plus souvent unicellulaires, plus rarement thalloïdes, ne possèdent pas ces deux types de sporocystes : leurs sporocystes ressemblent à des cellules ordinaires un peu plus renflées. Elles forment de plus des kystes de résistance (ou statospores) globuleux et siliceux, percés d'un pore fermé par un bouchon.

Les *Xanthophycées* ont des plastes verts ou vert jaunâtre, des sporocystes simples comme chez les Chrysophycées, et, comme ces dernières, elles peuvent donner des kystes siliceux. Ces derniers, globuleux, sont bivalves : lors de leur germination, ils se partagent en deux par une ligne équatoriale.

Les *Raphidophycées,* toujours unicellulaires et mobiles par deux fouets inégaux, ont des plastes verts ; sporocystes et kystes y sont inconnus.

CHRYSOPHYCÉES

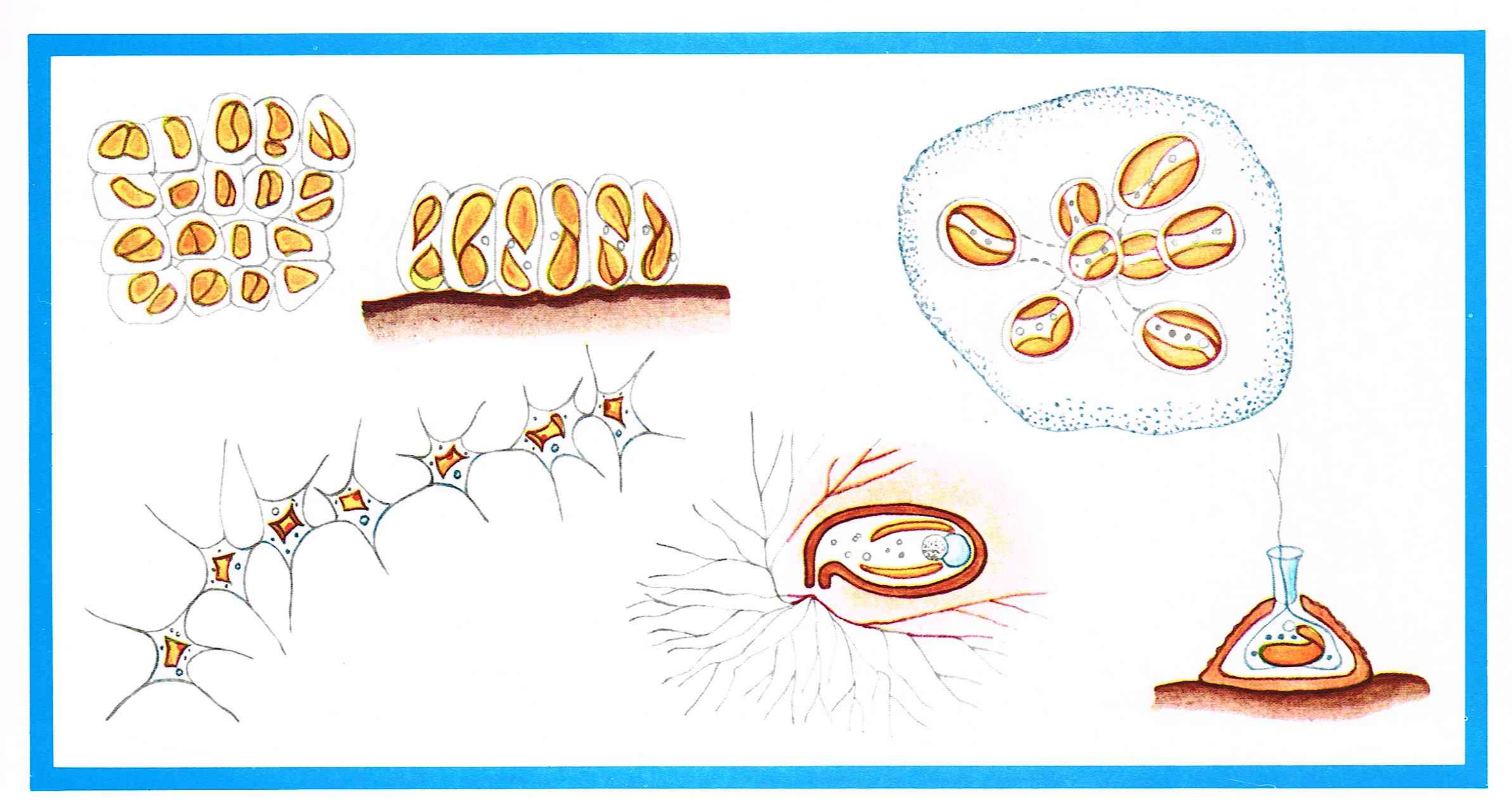
Cette classe est constituée par des Algues unicellulaires ou pluricellulaires, qui dérivent peut-être de la même souche que les Pyrrhophytes. Le caractère fondamental qui permet de la distinguer des autres groupes est la présence de plastes chlorophylliens de couleur jaune verdâtre ou brun jaune doré, par suite de la présence de β carotène et de diverses xanthophylles, pigments qui masquent le vert de la chlorophylle a (accompagnée de chlorophylle c).

Le nom de Chrysophycées vient des mots χρυσός, or, et φυτόν, plante, en raison justement de la couleur présentée très généralement par ces Algues. Comme nous l'avons déjà dit pour d'autres groupes d'Algues, certaines espèces sont en marche vers l'animalité car elles sont douées de la faculté d'effectuer des mouvements amiboïdes et de se nourrir par phagocytose — alors que d'autres, ne possédant pas de plastes, ont une nutrition hétérotrophe et sont le plus souvent saprophytes.

Chez les cellules nageuses, les sillons vestibulaires ont disparu plus ou moins totalement, et les fouets sont hétérocontes, l'antérieur est onduleux, pleuronématé et pourvu de deux rangées de mastigonèmes, et le postérieur est raide et nu.

Lorsqu'il existe une paroi cellulaire, celle-ci est généralement cellulosique ou pecto-cellulosique. Quant aux substances de réserve, ce sont des lipides et de la chrysolaminarine (polysaccharide voisin de la laminarine des Phéophycées), mais il n'y a jamais d'amidon.

La reproduction des Chrysophycées est en général asexuée. On connaît cependant des cas de reproduction sexuée, avec des zoogamètes isogames. Il se forme souvent à l'intérieur de la cellule des endokystes silicifiés de forme sphérique, percés d'un pore obstrué par un



▲ **Chrysophycées.**
De gauche à droite et de haut en bas :
Phaeoplaca thallosa *(× 1 190), espèce d'eau douce.*
Stichogloea doederleinii *(× 1 150); petite colonie des eaux acides.*
Chrysidiastrum ocellatum, *d'après Pascher (× 835); chaîne de sept cellules amiboïdes avec plaste et stigma.*
Chrysothylakion vorax, *d'après Pascher (× 1 600). Cellule en coupe optique contenue dans une logette fixée par son flanc sur les Algues marines, avec un grand développement de pseudopodes.*
Lagynion janei, *espèce d'eau douce avec logette brune et un seul pseudopode (× 1 400).*

bouchon, qui permettent à l'espèce de survivre quand les conditions extérieures sont défavorables. Dans ce cas, le cytoplasme se rassemble au centre de la cellule, et tout autour de lui est sécrétée une membrane résistante siliceuse. Quand le milieu le permet de nouveau, l'endokyste (ou statospore) germe, le bouchon — moins silicifié que le kyste — est gélifié ou tombe, et il y a émission d'une ou de plusieurs zoospores qui peuvent avoir un, deux ou trois flagelles. Les formes uniflagellées du type *Chromulina* ont un fouet pourvu de deux rangées latérales de mastigonèmes disposés comme les barbes d'une plume.

Ces mastigonèmes sont tubuleux et atteignent 1 μ de longueur. Ils sont eux-mêmes recouverts de cinq à six rangées de poils très courts (0,03 à 0,04 μ) et très denses, entremêlés d'un petit nombre de poils plus longs (0,2 μ). Enfin au sommet du mastigonème se trouve un bouquet de poils longs (0,2 μ).

Les formes biflagellées possèdent soit deux fouets égaux et nus (type *Isochrysis*), soit deux fouets inégaux : le long avec mastigonèmes (comme chez *Chromulina*), le court nu et lisse : c'est le type *Ochromonas*. Enfin il existe des formes à trois flagelles : deux flagelles égaux et lisses encadrant un troisième appendice, l'*haptonema,* souvent enroulé comme un ressort à boudin. Cet haptonema (type *Chrysochromulina*), en coupe transversale, ne montre pas la structure classique d'une paire centrale de tubules entourée de neuf paires périphériques, et il y a simplement une triple membrane entourant six à sept fibrilles périphériques.

La reproduction asexuée se fait : par bipartition longitudinale, par fragmentation ou bien par zoospores nues et mobiles identiques à celles qui se forment dans les endokystes.

Cette classe comprend de nombreuses formes dulçaquicoles et marines; en particulier, beaucoup de ces Algues ont une prédilection pour les eaux froides et sont donc abondantes dans les torrents de montagne. Elles constituent parfois une importante part du plancton lacustre printanier. On en connaît près de deux cents genres et environ neuf cents espèces.

Suivant le type des zoospores, nous pouvons diviser la classe des Chrysophycées en trois sous-classes :

les *Acontochrysophycidées* dépourvues de zoospores ou à zoospores amiboïdes sans flagelle;

les *Hétérochrysophycidées* à zoospores du type *Chromulina* à un flagelle ou du type *Ochromonas* à deux flagelles inégaux;

les *Isochrysophycidées* à zoospores à deux flagelles égaux ou à trois flagelles (deux flagelles et un haptonema). Enfin nous pouvons ajouter à cet ensemble les *Craspédomonadophycidées* qui groupent les formes possédant un flagelle axial entouré par une collerette cytoplasmique qui n'est pas sans évoquer les choanocystes des Éponges.

● *Acontochrysophycidées*

Cette sous-classe est fondée principalement sur un caractère négatif, l'absence de zoospores flagellées, toutefois dans bien des cas, on peut supposer qu'il s'agit simplement d'un manque d'informations. On la subdivise en quatre ordres :

Les *Phæoplacales* où se rangent des formes à thalles simples, filamenteux, unisériés *(Stichochrysis)* ou ramifiés *(Sphaeridiothrix)* ou en pseudo-parenchyme *(Phaeoplaca)*. Dans ce dernier genre épiphyte qui constitue de petits coussinets sur les Algues d'eau douce, les zoospores sont amiboïdes, dépourvues de flagelles.

Les *Stichoglœales* sont solitaires ou coloniales, avec des cellules tuniquées (à membrane bien définie). La multiplication se fait par autosporulation : le contenu cellulaire se partage en deux ou quatre dans la membrane de la cellule maternelle, et les autospores ainsi formées prennent l'aspect de la cellule mère avant d'être libérées par rupture ou gélification de la membrane. *Stichogloea* qui forme de petites colonies dans les eaux des tourbières à sphaignes est un bon exemple de cet ordre.

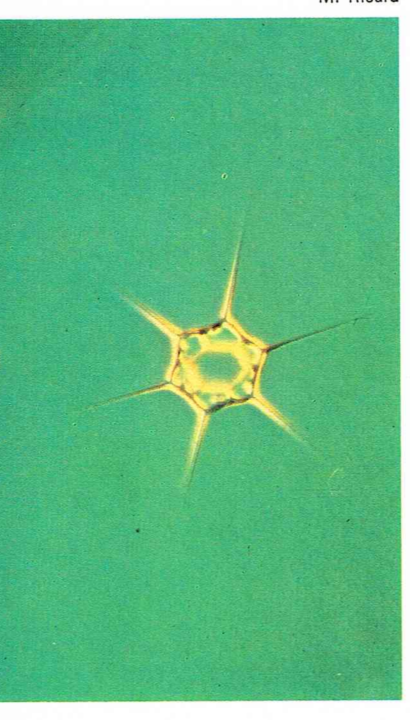
Les *Chrysosaccales* ont des cellules nues souvent groupées par quatre et réunies dans une gelée commune (*Chrysosaccus* par exemple).

Les *Rhizochrysidales* ont l'aspect de petites amibes solitaires ou coloniales, nues ou contenues dans une logette. Ces amibes ont des plastes bruns et parfois forment des kystes siliceux qui, en germant, redonneront des amibes.

Le genre *Chrysidiastrum* forme des chapelets de petites amibes vivant sur le film de surface de l'eau.

Le genre marin *Chrysothylakion* a une coque brune terminée par un petit col recourbé; une amibe avec deux plastes jaunes occupe cette logette et fait sortir du col un réseau de pseudopodes ramifiés qui capturent des proies minuscules (Algues et Bactéries). En eau douce, les *Lagynion* ont des logettes en forme de vase souvent fixées par leur base : à l'intérieur, l'amibe, avec son plaste, émet un pseudopode plus ou moins ramifié : la multiplication se fait par zoospores amiboïdes.

M. Ricard



▲ **Dictyocha speculum.** ***Endosquelette siliceux. Les Dictyochales étaient autrefois groupées avec les Ébriales sous le terme de Silicoflagellés.***

● *Hétérochrysophycidées*

Nous trouvons dans cette sous-classe fort riche en genres et en espèces (plus de six cents espèces et près de cent genres) des Algues thalloïdes (filamenteuses ou pseudo-parenchymateuses) microscopiques, des formes coccoïdes, solitaires ou coloniales, immmobiles et à membrane définie, enfin des formes flagellées, palmelloïdes ou amiboïdes. Mais, quel que soit leur type d'organisation, ces Chrysophycées donneront à un moment quelconque de leur vie des zoospores flagellées du type *Ochromonas* (à deux fouets inégaux) ou *Chromulina* (à un seul fouet).

Remarquons à ce sujet que, fréquemment, les zoospores uniflagellées et à double rangée de mastigonèmes possèdent aussi un embryon de deuxième fouet souvent dissimulé dans un repli cellulaire et visible seulement en microscopie électronique. Ce deuxième fouet, situé parfois près du stigma, semble jouer un rôle dans la perception de la lumière. Nous pourrons grâce au type de la zoospore reconnaître trois ordres : *Chromulinales* et *Dictyochales* à zoospores à un seul flagelle et *Ochromonadales* à zoospores à deux flagelles inégaux.

Chromulinales

Les formes thalloïdes sont représentées par *Thallochrysis* vivant dans les eaux saumâtres et *Phaeodermatium* dans les eaux douces des torrents de montagnes. L'un et l'autre constituent des filaments rampants accolés en un pseudo-parenchyme et se multiplient par zoospores.

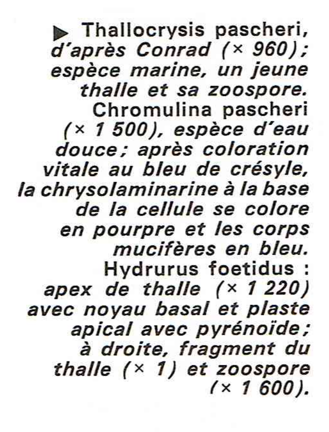
Les formes immobiles, solitaires, à membrane bien définie (type coccoïde), sont peu nombreuses : *Chrysosphaera* à cellules sphériques se multipliant à la fois par autospores et par zoospores uniflagellées en est un bon exemple.

Les formes flagellées, solitaires, libres ou fixées, sont très nombreuses : citons le genre *Chromulina* abondant dans les eaux douces au printemps, plus rare dans les mares littorales. Les cellules à membrane fine sont mobiles grâce à leur flagelle : elles possèdent un ou deux plastes pariétaux et souvent un stigma, et se multiplient par division longitudinale. Parfois elles forment des kystes de repos, siliceux à pore et bouchon, qui redonneront une ou deux zoospores identiques à la cellule végétative. Les *Chrysococcus* sont des chromulines enfermées dans une thèque sphérique, à incrustation calcaire. La thèque est percée d'un petit pore par où sort le flagelle. Souvent, comme chez *Chromulina,* un deuxième flagelle rudimentaire est visible dans un repli cellulaire près du premier flagelle. Les *Hydrurus,* qui constituent sur les rochers immergés des torrents montagnards des colonies gélatineuses de grande taille (jusqu'à 30 cm), de couleur jaune-brun à odeur de poisson, sont aussi des Chromulinales. Les cellules groupées dans la partie centrale du thalle gélatineux forment de véritables filaments à croissance apicale. Ces cellules peuvent donner des zoospores uniflagellées et des kystes siliceux.

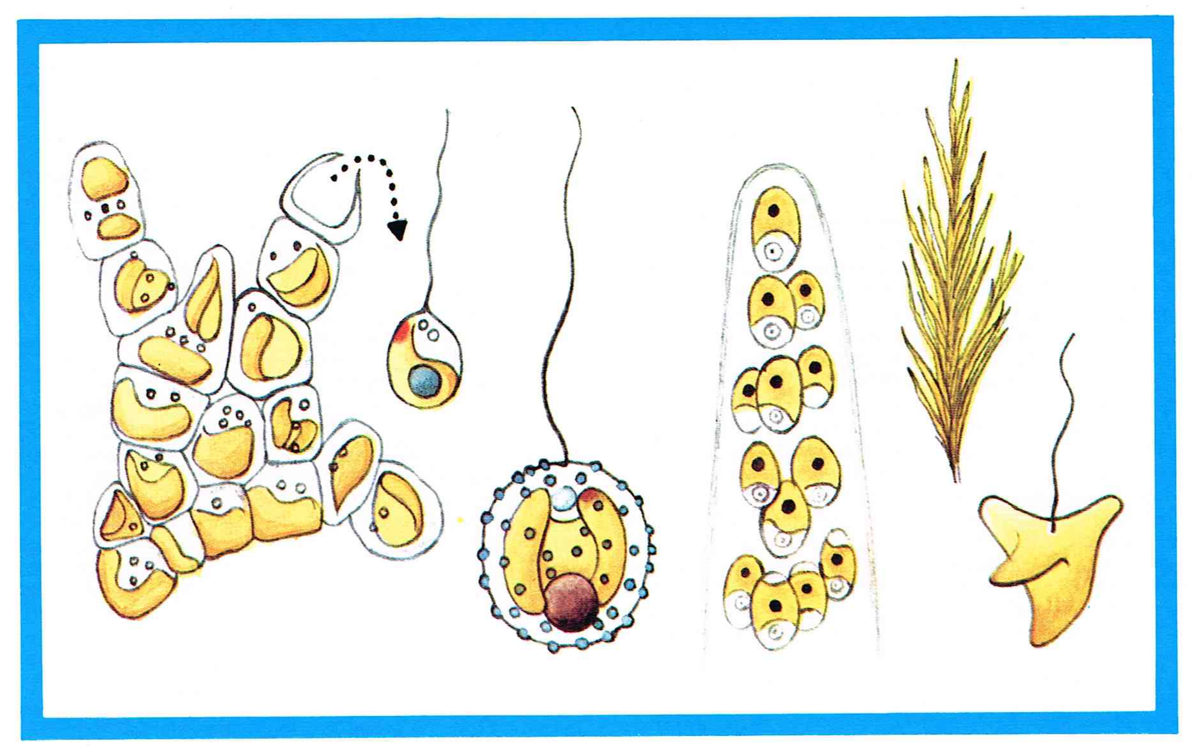
Citons enfin le curieux genre *Pedinella* et ses espèces microscopiques des eaux douces et saumâtres. La cellule libre a un grand flagelle entouré de courts tentacules et présente six plastes disposés suivant une symétrie radiale. Cette cellule peut se fixer par un filament cytoplasmique postérieur et se diviser à ce stade, faisant ainsi un petit arbuscule irrégulièrement ramifié dont les branches portent les cellules flagellées, cellules qui peuvent se détacher, nager librement et redonner une nouvelle colonie. Cette organisation particulière d'un flagelle entouré de tentacules susceptibles de capturer les proies préfigure la collerette cytoplasmique caractéristique des Craspédomonadophycidées.

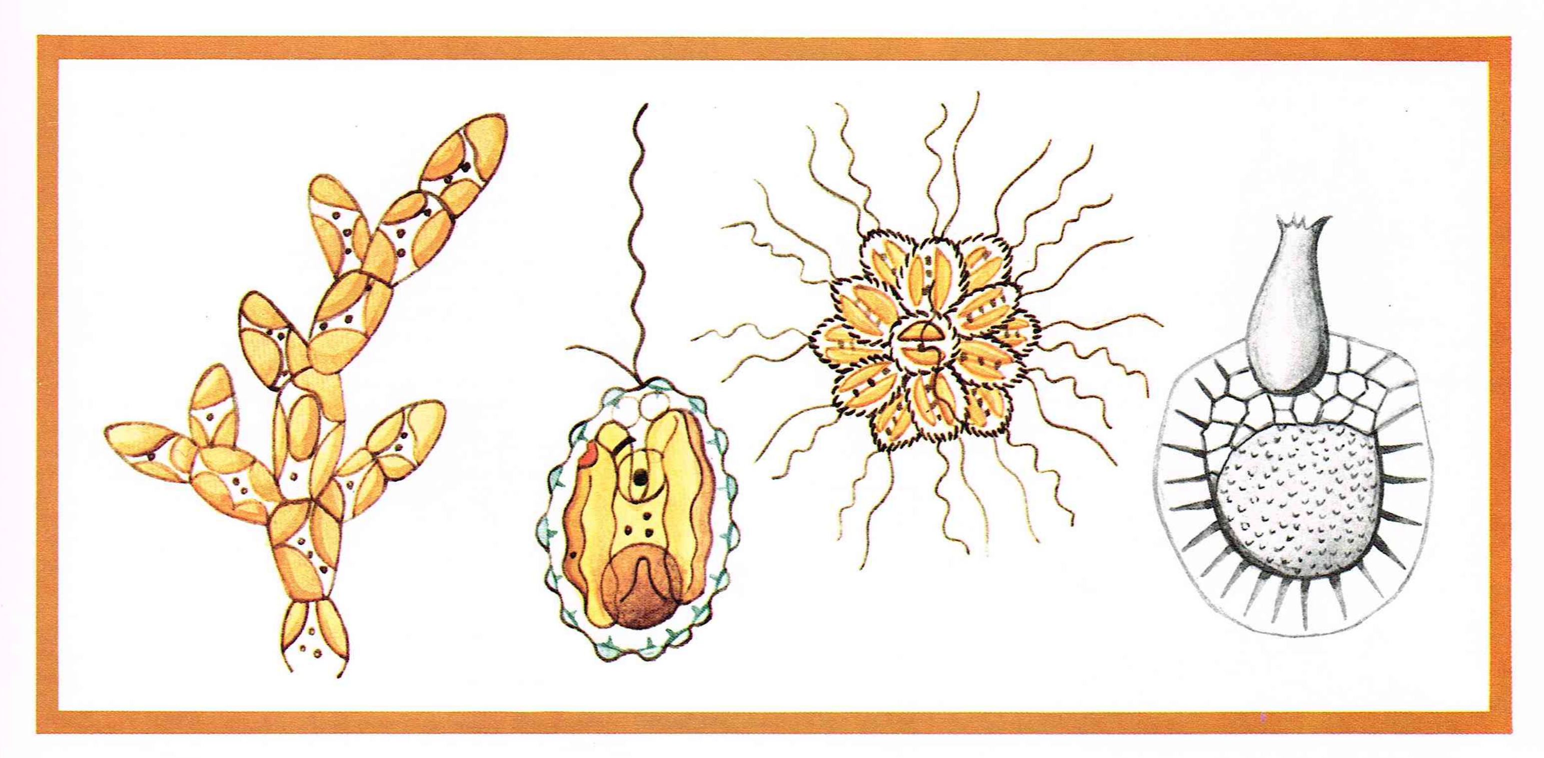
Ochromonadales

Nous retrouverons dans cet ordre la même diversité de types structuraux signalée chez les Chromulinales, mais ici avec des zoospores à deux flagelles : l'un très long, l'autre plus court. Citons simplement, parmi les formes filamenteuses ramifiées, les *Phaeothamnium* d'eau douce et le *Chrysonephos* des mers chaudes (Floride, Océanie) qui ont des zoospores du type *Ochromonas*. Les genres marins *Nematochrysopsis* à filaments non ramifiés et *Giraudyopsis* à massif cellulaire rampant et filaments dressés ont aussi des zoospores à deux flagelles inégaux. Parmi les formes flagellées coloniales : les *Uroglena* sont abondantes dans le plancton printanier des lacs. Les *Synura* ont un revêtement d'écailles siliceuses à ornementation délicate et forment des colonies mobiles qui donnent une odeur de concombre aux eaux douces lorsqu'elles se développent en quantité. Les *Mallomonas* d'eau douce (près de cent espèces) ne diffèrent des *Synura* que par leur vie solitaire et la réduction extrême du flagelle lisse. Les *Dinobryon* ont leur cellule protégée par un délicat cornet cellulosique : leurs formes coloniales en arbuscule mobile sont fréquentes dans le plancton des grands lacs. Dans le nannoplancton vivent les nombreuses espèces de *Pseudokephyrion :* minuscule cellule à deux flagelles protégée par une logette à large ouverture. Dans ce genre, la reproduction



▶ **Thallocrysis pascheri,** ***d'après Conrad (× 960); espèce marine, un jeune thalle et sa zoospore.*** **Chromulina pascheri** ***(× 1 500), espèce d'eau douce; après coloration vitale au bleu de crésyle, la chrysolaminarine à la base de la cellule se colore en pourpre et les corps mucifères en bleu.*** **Hydrurus foetidus :** ***apex de thalle (× 1 220) avec noyau basal et plaste apical avec pyrénoïde; à droite, fragment du thalle (× 1) et zoospore (× 1 600).***





▲ *De gauche à droite :* **Phaeothamnion polychloris** *(× 1 230) ;* **Ochromonas hovassei** *(× 1 400) ;* **Synura uvella** *: une colonie, plancton d'eau douce (× 670) ; détail d'une écaille siliceuse (× 9 000).*

sexuée par isogamie a été souvent observée. Les *Ochromonas* n'ont pas de logettes et sont solitaires, libres : une cinquantaine d'espèces environ croissent dans les eaux douces.

Dictyochales

Dans cet ordre sont placés les Silicoflagellés, organismes marins microscopiques planctoniques. Il s'agit d'unicellulaires à cytoplasme renfermant un squelette siliceux tubuleux, de nombreux plastes jaunes avec pyrénoïde et un flagelle unique. Le squelette est de forme très variée mais, très souvent, a l'aspect d'une cage en tronc de pyramide dont la base est hexagonale (genre *Dictyocha*).

Les anciens auteurs groupaient sous le terme de Silicoflagellés à la fois les Dictyochales (Chrysophycées) et les Ébriales (Dinophycées).

● Isochrysophycidées

Dans cette sous-classe, les zoospores ont deux flagelles lisses de même longueur, sans mastigonèmes, et parfois un troisième appendice flagelliforme, l'haptonema. Souvent, d'ailleurs, cet haptonema est très réduit et prend la forme d'un simple petit bouton.

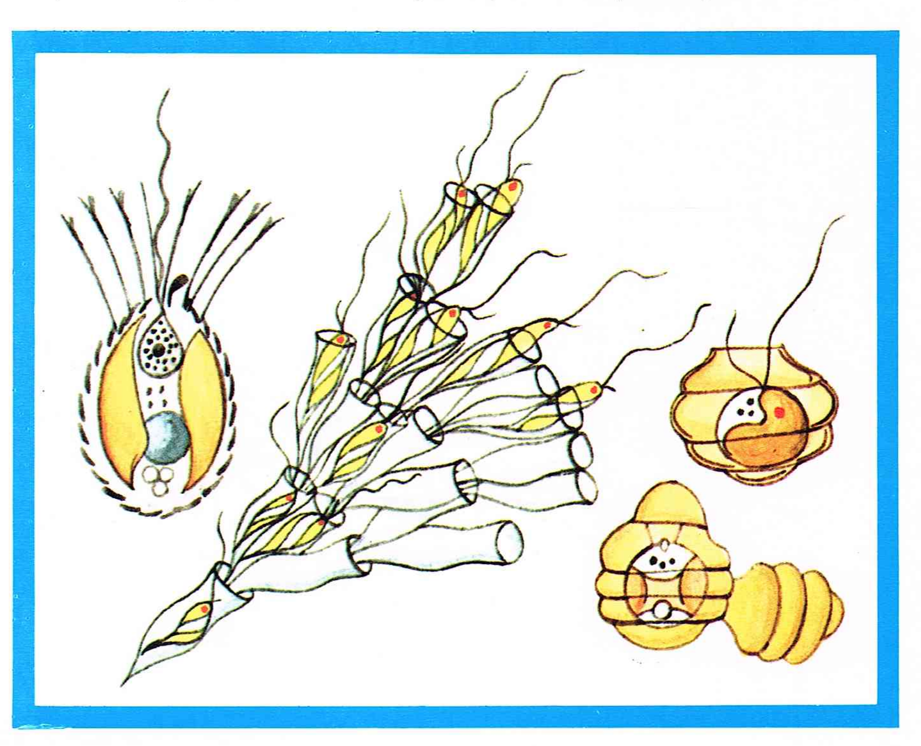
Certains auteurs donnent le nom d'Haptophycées à ces organismes. Nous y trouverons des formes solitaires, mobiles, unicellulaires et d'autres palmelloïdes, gélatineuses, coloniales. Parmi les formes unicellulaires, nous citerons *Prymnesium* et *Chrysochromulina,* flagellés surtout abondants en mer et en eau saumâtre. Chez *Prymnesium,* l'haptonema est de petite taille et atteint 2 à 4 μ de longueur. Cette Algue de moins de 10 μ de longueur a deux plastes jaunes ; elle est parfois très abondante dans les eaux saumâtres et contient une toxine hémolytique dangereuse pour les Poissons. On a observé dans les établissements piscicoles d'Israël de véritables hécatombes de Poissons à la suite d'une production extrême de *Prymnesium.* L'adjonction à l'eau des bassins d'une faible dose de sulfate d'ammonium suffit à les débarrasser de ce flagellé.

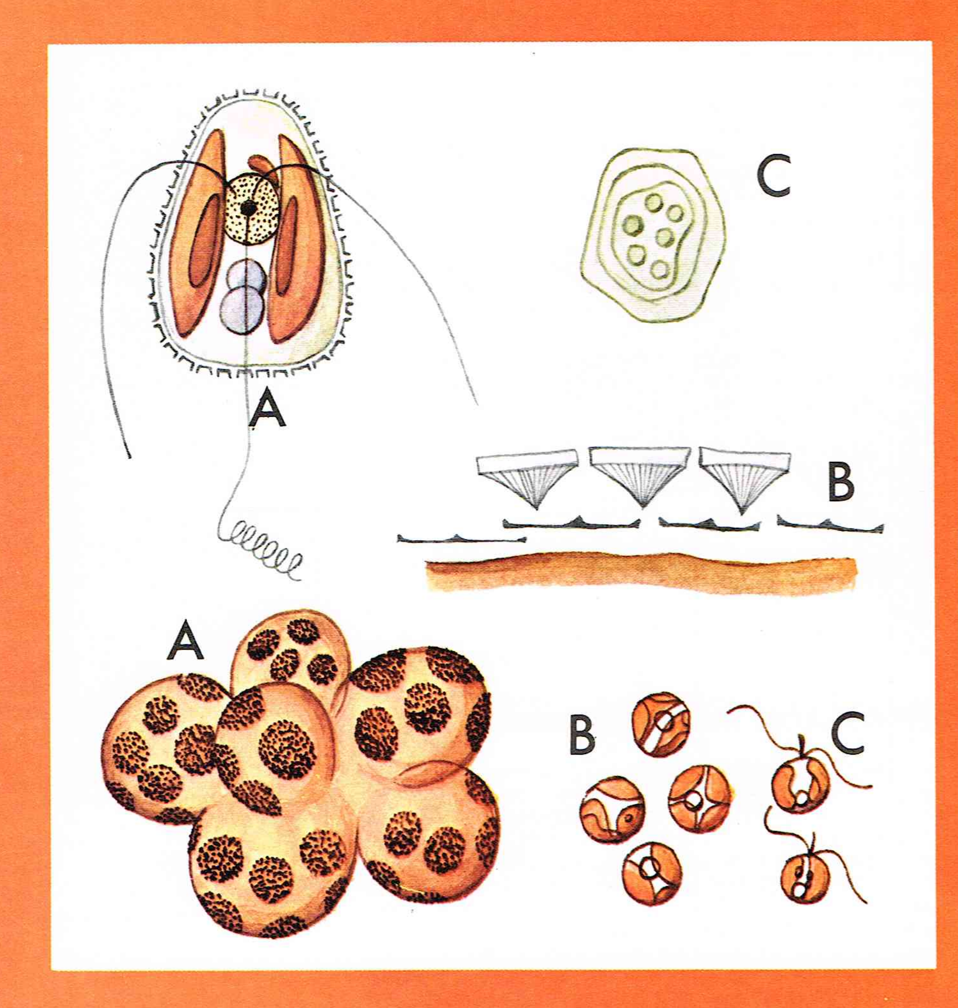
Chrysochromulina diffère de *Prymnesium* par son haptonema très long, beaucoup plus long que les deux flagelles et souvent enroulé en ressort à boudin. Comme chez *Prymnesium,* il y a deux plastes jaunes et le corps de la cellule est recouvert de minuscules écailles organiques (peut-être cellulosiques) à ornementation variée. On connaît plus de vingt espèces de *Chrysochromulina* dans le nannoplancton marin (Norvège et mer du Nord surtout) alors qu'il n'en existe qu'une seule en eau douce.

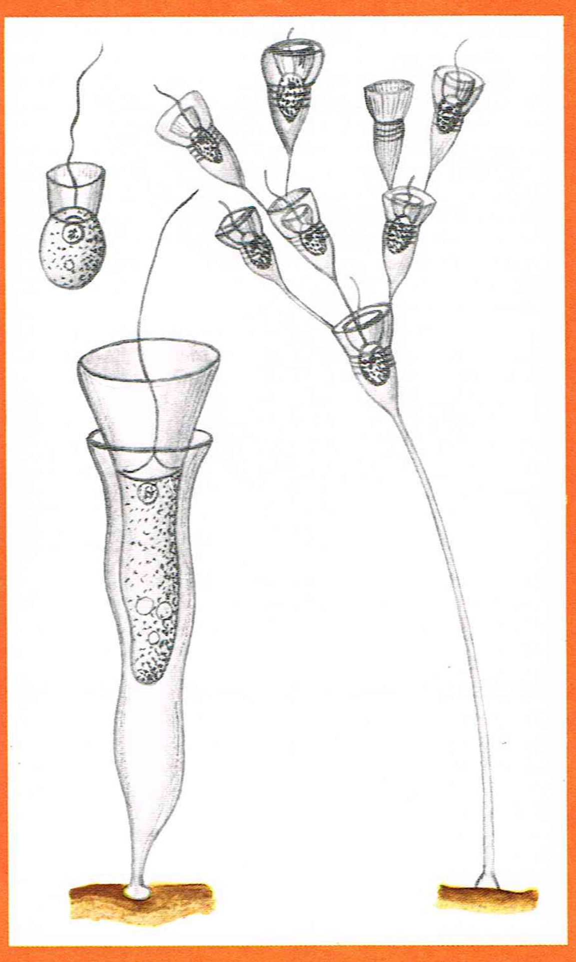
La grande famille des *Coccolithophoracées* groupe l'ensemble des flagellés unicellulaires à deux fouets lisses et à membrane ornée de petits corpuscules calcaires de forme définie appelés *coccolithes.* Plus de deux cents espèces de Coccolithophoracées vivent dans les mers tempérées ou chaudes où elles occupent une grande place dans le phytoplancton. F. Bernard a noté à l'embouchure du Sénégal une densité de trente millions de cellules par litre.

Les cellules flagellées libres de Coccolithophoracées sont sphériques ou ellipsoïdales avec deux flagelles lisses et souvent un très court haptonema en forme de petit bouton. Le corps cellulaire est recouvert d'une membrane plus ou moins gélatineuse portant de petites écailles structurées (cellulosiques) qui servent de base à un anneau ou un disque calcaire de forme variée (coccolithe). La cellule présente en outre deux plastes pariétaux

▼ *De gauche à droite :* **Mallomonas tonsurata,** *espèce d'eau douce (× 1 200) ;* **Dinobryon sertularia,** *espèce coloniale dulçaquicole (× 750) ;* **Pseudokephyrion latum,** *espèce du nannoplancton (× 2 400).*







▲ *Ci-dessus,* Chrysochromulina strobilus, *espèce marine. A - Cellule avec deux plastes munis de pyrénoïde, deux flagelles égaux et un très long haptonema (× 4 300). B - Coupe de la paroi de la cellule (× 70 000). C - Coupe transversale de l'haptonema (× 100 000). [D'après M. Parke et I. Manton.] En bas,* Phaeocystis pouchetii, *forme coloniale immobile du plancton marin nordique. A - Colonie gélatineuse (× 255). B - Détail grossi montrant quatre cellules. C - Zoospores avec deux flagelles et un haptonema très court (× 1 050). [D'après Lagerheim et Kornmann.]*

*Cycle d'*Hymenomonas carterae, *d'après Von Stosch et Leadbeater*

▶ *En haut à gauche, détail plus grossi de l'apex du stade flagellé libre, montrant l'haptonema très réduit (H) recouvert de petites écailles organiques ; coccolithes calcaires (C) ; flagelles (F 1, F 2).*

bruns avec chacun un pyrénoïde. Souvent un gros globule de chrysolaminarine est placé sous le noyau. L'appareil de Golgi est bien visible en microscopie électronique ; c'est lui qui, dans ses saccules, construit les coccolithes et leurs écailles. Dans une espèce, *Hymenomonas* (ou *Syracosphaera*) *carterae,* nous avons une alternance entre une phase immobile, à filaments rampants ramifiés haploïdes (à *n* chromosomes, c'est le stade *Apistonema*), et une phase mobile, unicellulaire à deux fouets et haptonema réduit et des coccolithes (phase *Hymenomonas* diploïde à 2 *n* chromosomes). Les *Apistonema* ont une membrane formée de plusieurs couches d'écailles organiques analogues à celles qui servent de base aux coccolithes. Ces filaments donnent des zoospores asexuées et des gamètes avec ou sans haptonema et toujours des écailles sans coccolithes. Chez *Coccolithus pelagicus,* la phase mobile a de minuscules cristaux carrés de calcite, deux fouets et un haptonema : c'est un *Crystallolithus,* et la phase immobile a encore des coccolithes, mais de forme bien différente, en double disque percé au centre (placolithe).

Les nombreuses espèces de Coccolithophoracées se reconnaissent à la forme de leurs coccolithes et à leur disposition sur la cellule. Les coccolithes des cellules mortes tombent au fond des mers et, si le calcaire n'est pas dissous, s'accumulent dans les vases. Les géologues savent depuis longtemps que les craies sont en majeure partie formées par des coccolithes du nannoplancton des mers secondaires.

Le genre marin *Phaeocystis* abondant dans le plancton de la Manche, de la mer du Nord et des mers froides forme des thalles gélatineux sphériques ou irréguliers atteignant 2 à 3 millimètres. A la périphérie de la gelée sont disposées de petites cellules arrondies à un ou deux plastes jaunes. Ces grosses colonies donnent des zoospores du type *Prymnesium* avec petit haptonema et revêtement de fines écailles.

• *Craspédomonadophycidées*

Cette sous-classe, très homogène, renferme surtout des formes incolores, sans plastes, à nutrition phagotrophique. Il s'agit toujours d'organismes unicellulaires, solitaires ou coloniaux, libres ou fixés. Ces organismes, appelés aussi Craspédomonadines ou Choanoflagellés, sont caractérisés par la présence d'une collerette cytoplasmique tronconique qui surmonte l'apex de la cellule et entoure un très long flagelle axial. Ce dernier est lisse, dépourvu de mastigonème. En microscopie électronique, on voit que la collerette est formée de tentacules allongés, avec chacun quelques microfibrilles longitudinales ; des ponts cytoplasmiques réunissent les tentacules entre eux, formant une sorte de cage. Le noyau est antérieur et surmonté d'un appareil de Golgi. Ce type de cytologie rappelle vivement celui des choanocystes des Éponges : même genre de flagelle, même structure de la collerette, même position de l'appareil de Golgi. Les différences sont minimes : chez les Éponges, le noyau est médian ou basal et les petites mitochondries sont dispersées dans le cytoplasme et non accolées au noyau ; le mode de nutrition est également différent. Chez les Craspédomonadines, les proies, Bactéries ou petites Algues, sont entraînées par le mouvement flagellaire et collées sur la collerette, puis sont « léchées » par une langue pseudopodiale qui se forme à la base de la collerette, et enfin sont incluses dans une vacuole digestive.

Quels sont les arguments qui permettent de placer ces organismes incolores parmi les Chrysophycées ? Il existe un genre marin avec une seule espèce, *Stylochromonas minuta,* qui est une véritable Craspédomonadine fixée par sa base, mais qui possède deux plastes pariétaux jaune-brun. Les genres *Microsportella* et *Pseudomicrosportella* renferment aussi des plastes. Ces genres sont malheureusement incomplètement connus, mais ils présentent, semble-t-il des caractères à la fois communs avec les Chrysophycées et typiques des Craspédomonadines.

Les Choanoflagellés véritables ont aussi une certaine ressemblance avec le genre *Pedinella* où la collerette est remplacée par une couronne de tentacules. Enfin, chez les Craspédomonadines, nous trouvons toute une série de structures coloniales qui n'existent que chez les Chrysophycées : arbuscule des *Codonosiga,* logettes emboîtées des *Polyoeca* (rappelant les *Dinobryon*), colonies gélatineuses à cellules réunies par des cordons gélatineux des *Sphaeroeca* (rappelant les *Uroglena*).

La sous-classe des Craspédomonadophycidées ne renferme qu'un seul ordre, celui des *Monosigales,* avec environ vingt-cinq genres et cent cinquante espèces, tant marins que dulçaquicoles.

Citons quelques genres : *Monosiga,* à cellule solitaire, libre ; *Desmarella,* à colonie libre linéaire, de quatre ou huit individus ; *Sphaeroeca,* à colonie gélatineuse libre. Tous ces genres sont dépourvus de logette et nagent dans le plancton, mais un grand nombre d'autres genres sont protégés par une thèque, parfois à structure très complexe. Citons les *Salpingoeca,* solitaires fixées sur les Algues, les *Stephanoeca,* les *Pleurosiga* du nannoplancton marin, à logettes ressemblant à des cages. Les *Polyoeca* sont aussi fort curieux avec leurs logettes pédonculées, disposées en arbuscule et fixées par leur base sur des Algues marines.

Le grand intérêt des Craspédomonadines tient à leur ressemblance, d'un côté avec les cellules des Éponges, de l'autre avec les Chrysophycées ; il est donc plausible de supposer que les Spongiaires, par l'intermédiaire des Craspédomonadophycidées, ont des ancêtres communs avec les Chrysophycées et les Chromophytes, et tirent donc leur origine du règne végétal.

◀ *Ci-contre à droite :* **Monosiga brevicolis,** *espèce solitaire marine (× 2 000), montrant le flagelle entouré de sa collerette, le noyau médian surmonté d'un parabasal (corps de Golgi) et la vésicule contractile basale.* **Salpingoeca lefevrei** *(× 1 500), forme à logette, fixée sur les Algues d'eau douce.* **Polyoeca dichotoma** *(× 1 400), forme coloniale marine fixée. (D'après Boucaud-Camou.)*

DIATOMOPHYCÉES

Les Diatomées sont des Algues unicellulaires solitaires ou coloniales qui possèdent comme tous les Chromophytes des plastes bruns renfermant de la chlorophylle a et de la chlorophylle c, du β carotène et des xanthophylles abondantes et variées, fucoxanthine, diadinoxanthine et diatoxanthine. Leurs réserves sont constituées surtout par des matières grasses et de la chrysolaminarine, polysaccharide appelé aussi chrysose ou leucosine.

Par ces caractères, les Diatomées forment avec les Phéophycées, les Chrysophycées et les Xanthophycées un ensemble très cohérent. Cependant elles se distinguent des autres classes par leur membrane bivalve imprégnée de silice (ou mieux d'opale, silice hydratée). Cette logette bivalve est appelée *frustule*. Ce frustule forme une boîte minuscule coiffée d'un couvercle débordant.

Structure du frustule

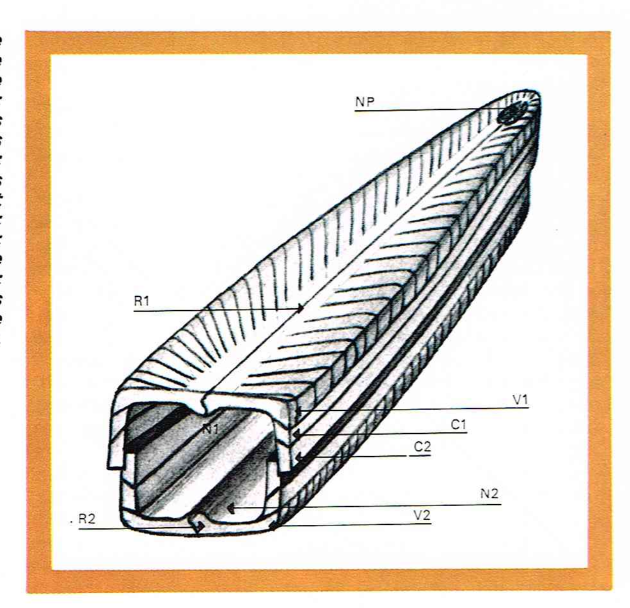
Le frustule bivalve présente deux types fondamentaux : il peut avoir l'aspect d'une boîte cylindrique très aplatie évoquant le plus souvent un poudrier *(Diatomées centriques),* ou bien être de forme allongée, rappelant une boîte à chaussures, mais à contour elliptique ou lancéolé et non rectangulaire *(Diatomées pennées)*.

Les deux valves, fond et couvercle de la boîte, sont agrémentées de délicates sculptures, pores, stries, aiguillons, épines. Cette ornementation très fine, très régulière, confère aux Diatomées une singulière beauté. Elle n'est bien visible que chez les frustules « préparés », c'est-à-dire traités par les acides (ou par grillage) qui, débarrassant la valve de toute la matière organique, laissent apparaître les détails de l'ornementation.

Chaque valve présente une *plaque valvaire*. Celle-ci est constituée le plus souvent par deux fines lamelles parallèles, réunies entre elles par de petits piliers ou de petites cloisons qui divisent ainsi l'espace libre en minuscules chambres ou alvéoles. Les alvéoles sont ouverts vers l'extérieur par un pore qui perce la lamelle supérieure et, vers la base, par une zone criblée qui la sépare de l'intérieur de la cellule. Ces fins détails de structure ne sont en général visibles qu'en microscopie électronique. En microscopie optique, on ne distingue que des ponctuations, des côtes assez larges ou de fines stries. Ces ornements, en microscopie électronique, se révèlent comme des alvéoles ou des pores alignés ou groupés.

Ces deux valves, supérieure et inférieure, sont raccordées l'une à l'autre par des bandelettes ou ceintures qui forment l'épaisseur de la boîte. Il y a toujours au moins une ceinture par valve, mais souvent il s'y ajoute des ceintures secondaires imbriquées. L'ensemble de ces ceintures forme le *connectif*. Chez certaines espèces, la plaque valvaire est doublée par des cloisons perforées

▶ *Coupe schématique transversale du frustule de* Navicula, *Diatomée pennée biraphidée : C 1, C 2, ceintures intercalaires ou bandes connectives; R 1, R 2, raphés des valves supérieure et inférieure; N 1, N 2, nodules médians; NP, nodule polaire de la valve supérieure; V 1, V 2, plaques valvaires supérieure et inférieure avec stries.*



parallèles. Enfin d'autres espèces ont des crêtes saillantes qui renforcent la face interne de la plaque.

Chez les Diatomées centriques, le frustule a un contour circulaire ou polygonal avec une ornementation de stries ou de ponctuations ordonnées suivant un système rayonnant. Chez les pennées à frustule allongé, l'axe médian est marqué par un *raphé* ou un *pseudo-raphé,* et l'ornementation est bilatérale symétrique par rapport à cet axe. Le raphé est une fente longitudinale axiale qui n'existe que chez les Diatomées pennées. On y observe trois *nodules,* petits renflements globuleux internes de la valve : un nodule médian ou central, deux nodules terminaux ou polaires; le nodule central est percé d'un petit canal qui fait communiquer les deux branches du raphé. Ce type de raphé, qui caractérise la famille des Naviculacées, se trouvera modifié chez certaines Diatomées pennées. Dans le genre *Denticula,* le raphé reste axial mais il se transforme en tube creux fendu sur toute la longueur vers l'extérieur, tandis qu'il communique avec l'intérieur de la cellule par une série régulière de gros pores : c'est alors un *« canal-raphé »* ou mieux un *canal raphéen*. Chez *Epithemia,* les deux branches du canal sont déviées latéralement vers le bord de la valve et prennent ainsi l'aspect d'un V très ouvert. Chez les *Nitzschia,* ce canal raphéen sera tout entier situé sur un des bords de la valve. Enfin, chez les *Surirella* et *Campylodiscus,* le canal raphéen fera le tour complet de la valve et sera entièrement marginal.

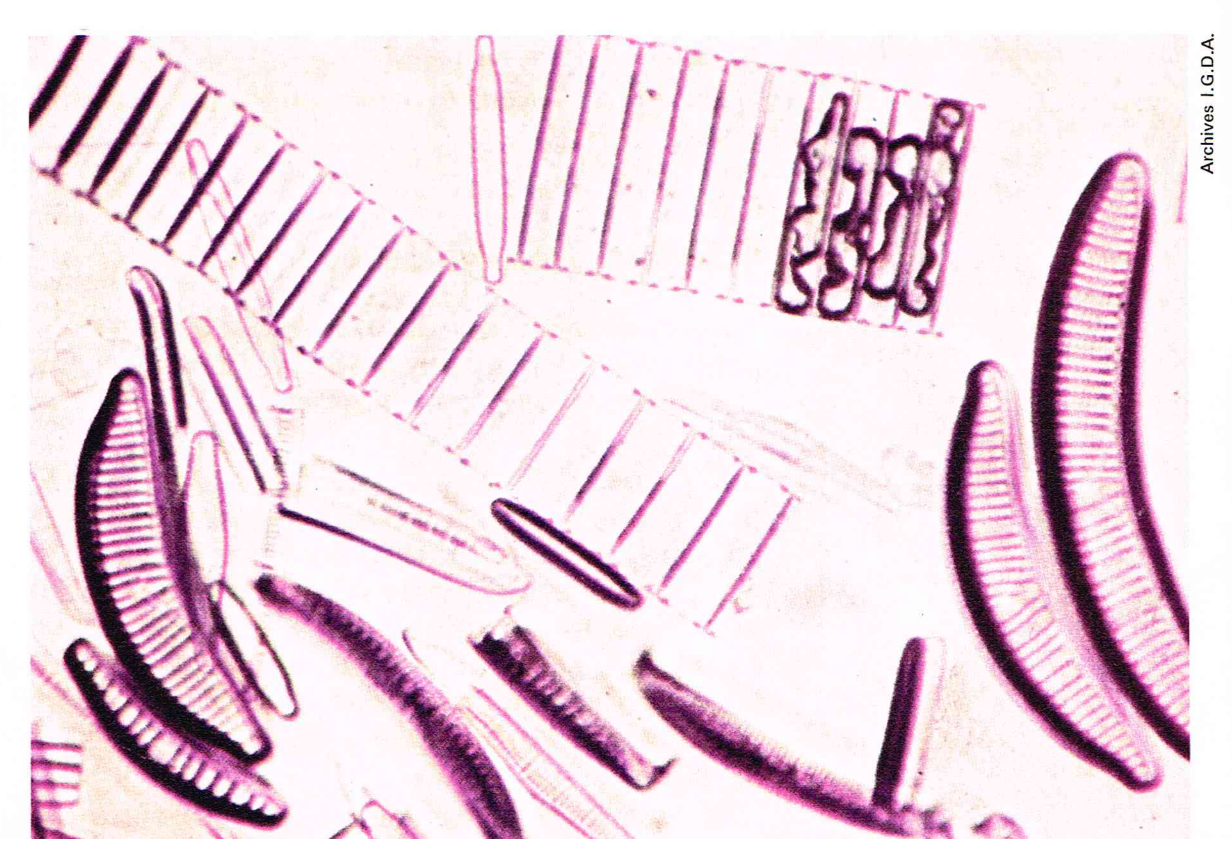
Cytologie

Les Diatomées ont un noyau central entouré de dictyosomes (corps de Golgi), de mitochondries, de vacuoles, de corps physoïdes, d'inclusions huileuses et de plastes. En général, chez les Diatomées centriques, les plastes sont nombreux, pariétaux, discoïdes. Chez les pennées, le plus souvent, il y a un ou deux plastes, plus ou moins lobés avec des pyrénoïdes sur la face interne. Les plastes, en microscopie électronique, sont du même type que ceux des Chrysophycées et formés de lamelles à trois thylacoïdes.

Le raphé met le cytoplasme en contact avec l'extérieur; par cette fente sort une traînée muqueuse qui permet d'abord l'adhésion de la cellule sur le substrat puis son déplacement grâce à l'action de fibrilles longitudinales situées près du raphé et ayant les mêmes propriétés que les fibres contractiles des muscles lisses (hypothèse de Drum et Hopkins, 1966). Une chose est sûre : seules les Diatomées pennées à raphé ou canal raphéen peuvent se déplacer. Ainsi les Diatomées à raphé droit avancent ou reculent en ligne droite ou brisée, tandis que les *Cylindrotheca,* à canal raphéen tordu en hélice, se meuvent en tournant comme une vis dans le sens de l'hélice du raphé. Un des spectacles les plus curieux, au microscope, est donné par le déplacement des colonies de *Bacillaria :* les cellules pressées les unes contre les autres se déplacent individuellement en glissant le long de leurs voisines, mais restent cependant en contact par leurs extrémités; ainsi la colonie se meut en se déployant ou en se refermant de façon imprévisible.

Reproduction

Les Diatomées se reproduisent par voie sexuée ou asexuée. La reproduction asexuée, végétative, se fait par bipartition de la cellule. Le noyau se divise et chaque noyau fils emporte avec une partie du cytoplasme une des valves de la cellule maternelle; cette valve régénère dans sa partie *intérieure* une nouvelle valve. Ainsi, à chaque division, une des cellules filles diminuera de taille. Lorsque la diminution des dimensions des cellules atteindra une valeur limite, la reproduction sexuée se déclenchera. Les cellules deviendront des gamétocystes et donneront des gamètes. Leur fusion produira un zygote de grande taille qui prendra le nom d'*auxospore* après sécrétion d'un frustule, et ainsi sera rétablie la taille



▶ *Frustules de Diatomées du phytoplancton d'eau douce.*

normale de l'espèce. Remarquons cependant que, chez de nombreuses Diatomées, les frustules des cellules filles sont susceptibles d'élongation et rattrapent à chaque division la dimension primitive.

La reproduction sexuée est différente chez les Diatomées centriques et chez les Diatomées pennées.

Chez les centriques, il y a oogamie; les cellules femelles, après réduction chromatique (passage de 2 *n* chromosomes à *n* chromosomes), donnent une ou deux oosphères. Les cellules mâles, après méiose (réduction chromatique), produisent quatre gamètes uniflagellés. Leur flagelle est pourvu de mastigonèmes mais a une structure particulière : sa coupe transversale montre qu'il possède bien les neuf couples de fibrilles périphériques, mais les deux fibrilles centrales font défaut.

La fusion du gamète mâle et de l'oosphère produit un zygote qui grossit, s'entoure d'un frustule et se transforme en auxospore.

Chez les pennées, les cellules se transforment en gamétocystes après réduction chromatique, chaque cellule donne un ou deux gamètes à *n* chromosomes, gamètes amiboïdes sans flagelles, et par fusion isogamique ou anisogamique se formeront un ou deux zygotes qui produiront des auxospores de grande taille.

La classe des Diatomées renferme plus de cent cinquante genres et huit à dix mille espèces dont les deux tiers vivent dans les eaux marines. Nous diviserons la classe en deux sous-classes : les Centrophycidées avec les Diatomées centriques et les Pennatophycidées avec les Diatomées pennées.

• *Centrophycidées*

Les valves de ces Diatomées sont circulaires, polygonales ou elliptiques, avec une ornementation radiale. Les Centrophycidées sont pour la plus grande partie des Diatomées marines; on peut y distinguer trois ordres : les *Coscinodiscales,* Diatomées circulaires, en disque plat ou en cylindre court, sans corne ni protubérance; les *Rhizosoléniales,* Diatomées en cylindre allongé avec de nombreuses ceintures; les *Biddulphiales,* Diatomées à valve elliptique ou polygonale portant à chaque pôle ou chaque angle une protubérance ou un long aiguillon.

Coscinodiscales

Cet ordre groupe cinq ou six familles avec de nombreuses espèces. Citons simplement quelques genres : *Melosira* (marin et eau douce) où les cellules en courts cylindres forment des chaînes par superposition des frustules, valve contre valve; *Coscinodiscus* (avec près de cinq cents espèces marines) à cellules discoïdes isolées à ornementation très régulière d'aréoles disposées en séries radiales. Les *Cyclotella* sont des formes du plancton lacustre avec une valve à striation régulière sur le bord tandis que la partie centrale a une ornementation différente.

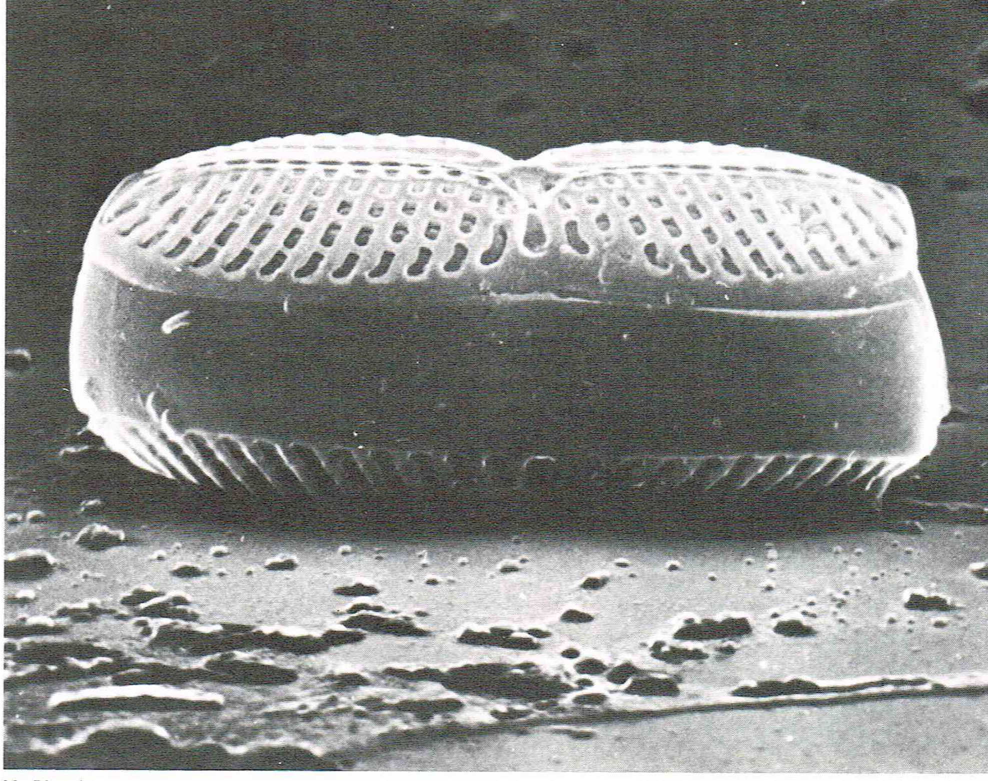
Planktoniella sol est une belle espèce planctonique marine qui a des valves circulaires comme les *Coscinodiscus* mais qui sont entourées d'une large couronne, expansion siliceuse servant sans doute à la flottaison. Chez *Actinoptychus,* la surface de la valve est gaufrée; elle est partagée par des rayons en secteurs réguliers, alternativement saillants et creux. *Asteromphalus,* à valve circulaire, présente une symétrie bilatérale : la surface aréolée est découpée en un petit nombre de secteurs égaux par des rayons saillants et épais; toutefois l'un de ces rayons est nettement plus étroit et détermine un axe de symétrie.

Le genre marin *Aulacodiscus* possède sur la surface valvaire arrondie des mamelons saillants disposés à la périphérie. *Arachnoidiscus* est une des plus belles Diatomées centriques par la régularité et la beauté de son ornementation qui rappelle celle des rosaces des cathédrales. Avec *Hemidiscus,* nous avons des Diatomées en forme de croissant ou de demi-cercle mais dont l'ornementation reste rayonnante.

Rhizosoléniales

Cet ordre, avec trois familles, renferme surtout des formes planctoniques marines. Le genre *Rhizosolenia* a des cellules très allongées en cylindre terminé à chaque extrémité par une pointe, tout comme une ampoule pharmaceutique. La partie cylindrique est constituée par de nombreuses ceintures disposées en écaille. Chez certaines espèces, les cellules s'unissent par leur partie apicale conique et forment des colonies en courte chaîne.

Le genre *Chaetoceros* (avec plus de cent espèces marines) est aussi un élément fondamental du phytoplancton marin : les frustules sont elliptiques en vue valvaire, et chaque valve est prolongée par deux soies polaires fines et très longues. Les cellules se groupent en chaîne mais restent à une certaine distance l'une de l'autre, la liaison se faisant par les soies qui s'entrecroisent : ainsi la colonie prend l'aspect d'un minuscule mille-pattes.



M. Ricard

▲ **Diploneis bombus.** ***Cliché pris au microscope électronique à balayage (environ × 5 000). Alors que le microscope électronique à transmission permet d'effectuer des observations sur des coupes ultra-fines, le microscope à balayage permet d'étudier les contours externes des objets.***

Biddulphiales

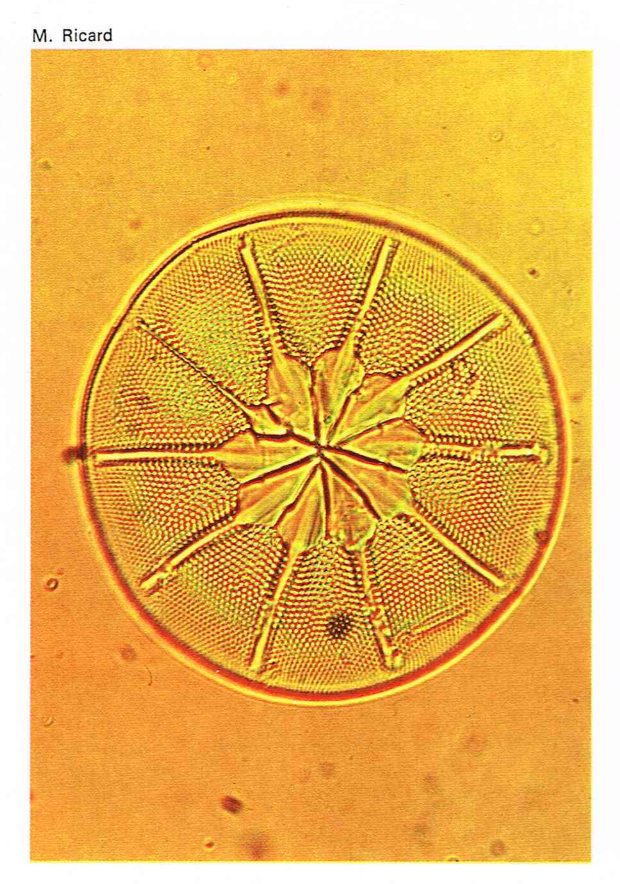
Dans cet ordre se trouvent des organismes dont les frustules ont des valves polygonales (triangulaires, carrées, pentagonales, hexagonales) ou elliptiques mais toujours munies de protubérances ou d'appendices à leurs pôles. Parmi les trois familles de cet ensemble, nous citerons simplement les genres *Biddulphia* et *Triceratium* qui abondent dans le plancton marin. Les *Biddulphia* (cent espèces marines) ont des valves elliptiques dont les deux pôles se prolongent en corne; la vue de profil simule un bonnet de police. Les cellules sont solitaires ou en chaîne linéaire. Les *Triceratium* (trois cents espèces marines), comme l'indique leur nom, ont des valves triangulaires dont les angles se redressent en petites cornes. Mais, à côté de ces formes classiques, il y a des *Triceratium* à quatre, cinq, six, huit côtés. Ces deux genres sont solitaires ou coloniaux.

• *Pennatophycidées*

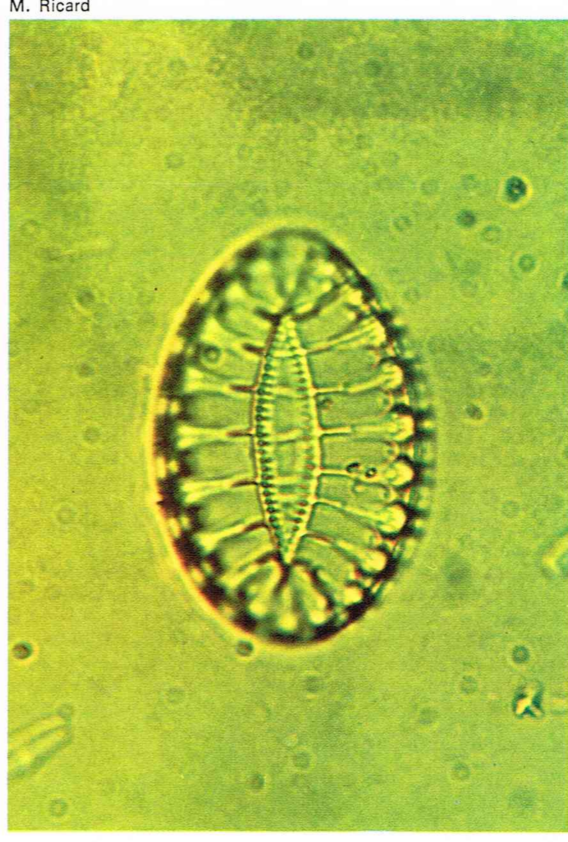
La sous-classe des Diatomées pennées groupe les espèces à valves allongées, elliptiques ou lancéolées, à symétrie bilatérale suivant un axe longitudinal indiqué le plus souvent par un raphé ou un pseudo-raphé (le pseudo-raphé n'est pas une fente mais une ligne qui interrompt simplement l'ornementation de la valve). Les Diatomées pennées sont très abondantes dans les eaux douces mais se rencontrent aussi en mer. Cette sous-classe sera divisée en quatre ordres suivant la structure du raphé : les *Diatomales* ou *Araphidées,* dont les deux valves sont dépourvues de raphé et présentent un pseudo-raphé; les *Eunotiales* ou *Brachyraphidées* (c'est-à-dire à raphé court), qui ont un raphé minuscule en forme de petite virgule placé aux extrémités de chacune des valves; les *Achnanthales* ou *Monoraphidées,* qui ont les deux valves différentes (la valve supérieure est sans raphé et a un pseudo-raphé tandis que la valve inférieure possède un véritable raphé); les *Naviculales*

▶ *A gauche :* **Asteromphalus hookeri.** *A droite :* **Surirella fastuosa.**

M. Ricard



M. Ricard



ou *Biraphidées,* dont les deux valves supérieure et inférieure sont identiques et pourvues chacune d'un raphé ou d'un canal raphéen.

Diatomales

Dans cet ordre, les formes sont allongées en navettes ou en aiguilles avec de fines stries coupées par un pseudoraphé axial. Ces Diatomées sont soit solitaires comme les *Synedra,* soit groupées en étoile comme les *Asterionnella* et *Thalassiothrix.* A côté de ces formes planctoniques lacustres ou marines, on trouve dans les eaux des ruisseaux les *Diatoma* dont les valves présentent des crêtes de renforcement et les *Fragilaria* en colonie rubannée (les cellules sont côte à côte, adhérant par leur surface valvaire). L'étude quantitative de *Fragilaria oceanica* dans le plancton marin s'est montrée utile pour prévoir l'abondance de certains Poissons. Une sardine, *Sardinella longiceps,* est liée à cette Diatomée coloniale et les pêches fructueuses de ce Poisson coïncident périodiquement, tous les trois ou quatre ans, avec une prolifération intense de *Fragilaria.* Les *Rhabdonema* marins ont des colonies du même type, fixées sur les grandes Algues. De plus, les valves ont un nombre important de ceintures et de fausses cloisons perforées parallèles aux plaques valvaires. Dans les lacs et les tourbières, les *Tabellaria* ont une structure analogue mais avec très peu de fausses cloisons; elles constituent des colonies en zigzag. Les *Grammatophora* marines ont le même type de groupement et deux fausses cloisons ondulées. Les *Licmophora* marins ont des cellules en massues groupées en éventail porté par un pied gélatineux. Ce pédoncule est souvent ramifié et forme ainsi un arbuscule dont chaque branche se termine par un éventail composé de dix à vingt cellules.

Eunotiales

Cet ordre ne renferme qu'un petit nombre d'espèces d'eau douce, solitaires ou en colonies rubannées (plus rarement en lignes brisées). Les cellules ont deux valves identiques toujours plus ou moins recourbées en banane ou en croissant. A chaque extrémité, un petit nodule est visible, et de lui part un raphé très court en forme de virgule. La surface de la valve est striée comme chez les Diatomales; les raphés sont difficilement distinguables en vue valvaire, mais bien visibles en vue de profil. Le genre *Eunotia* rassemble une centaine d'espèces.

Achnanthales

Cet ordre, comme le précédent, ne comporte qu'une seule famille. Il s'agit d'espèces fixées, souvent solitaires, marines ou dulçaquicoles. Ce sont des monoraphidées; la valve supérieure n'a pas de raphé, et seul un pseudoraphé marque l'axe longitudinal; la valve inférieure présente un raphé médian avec un nodule central bien marqué et des nodules polaires. Citons deux genres : les *Cocconeis* (cinquante espèces) à contour elliptique qui vivent fixés sur les grandes Algues et ressemblent à de minuscules cochenilles, et les *Achnanthes* (cent espèces) à valves lancéolées, portées par un pédoncule. Dans ces deux genres, les valves ne sont pas planes mais recourbées. Les deux valves sont très dissemblables aussi bien par la présence ou l'absence de raphé que par la diversité de l'ornementation.

Naviculales

Ces Diatomées biraphidées, dont les cellules ont deux valves identiques, rassemblent de nombreux genres et de très nombreuses espèces vivant dans les eaux douces, saumâtres ou marines. La structure du raphé permet de diviser l'ordre en deux sous-ordres : les *Naviculinées,* à raphé médian de type normal, et les *Surirellinées,* à canal raphéen communiquant avec l'extérieur par une fente et avec l'intérieur par des pores ou *points carinaux.* Parmi les genres les plus représentatifs des Naviculinées, citons tout d'abord le genre *Navicula* avec plus de mille espèces soit solitaires, soit en colonie dans des tubes gélatineux simples ou ramifiés. Les valves sont lancéolées, régulières avec un raphé médian et une fine ornementation de stries ou de points. Le même raphé rectiligne se retrouve chez les *Pinnularia* (deux cents espèces) particuliers à l'eau douce, à ornementation puissante à larges stries et à valves elliptiques allongées. Les *Stauroneis* présentent une zone transversale sans sculpture qui forme avec le raphé un dessin cruciforme. Les *Mastogloia* (cent cinquante espèces), abondants dans les eaux saumâtres et marines, ressemblent aux *Navicula* mais les

côtés de la valve ont de petites chambres caractéristiques. Le genre *Amphipleura* montre un raphé qui, aux deux extrémités, est encadré par un double bourrelet lui donnant l'aspect d'une minuscule fourche à deux dents; l'ornementation est particulièrement fine (quarante stries pour 10 μ) et constitue un excellent test pour vérifier la qualité et le pouvoir de définition des objectifs microscopiques à immersion. Chez les *Diploneis,* dont les valves ont souvent la forme d'un huit avec une constriction médiane très marquée, le raphé tout entier est encadré de deux bourrelets saillants. Nous trouvons ensuite des formes naviculoïdes où raphé et valve sont contournés en S : ce sont les genres *Gyrosigma* et *Pleurosigma*. Chez ces derniers, marins et saumâtres, les valves sont ornées de stries disposées suivant trois séries se coupant à 60° : ce sont d'excellents tests car seuls les bons objectifs microscopiques à sec, de grossissement × 40 à 60, permettent de distinguer ces stries. Les *Cymbella* et les *Amphora* (plus de deux cents espèces surtout marines) présentent des valves en croissant et un raphé recourbé en C. Chez les derniers, la valve est très bombée et les parties connectives fort larges.

Les *Gomphonema* (une centaine d'espèces d'eau douce) sont des formes solitaires fixées par un pédoncule gélatineux ramifié. Le raphé est médian mais la valve est hétéropolaire : le pôle antérieur est large, et le pôle postérieur, pôle de fixation, est étroit : l'aspect est celui d'un minuscule sarcophage égyptien. La vue de profil (vue connective) montre aussi un aspect hétéropolaire.

Les *Amphiprora* (surtout marins) ont une cellule fusiforme à valves bombées parcourues par une carène saillante en forme de S qui porte le raphé. La vue de profil a la forme d'un huit. Ce type de raphé rappelle le canal raphéen des Surirellinées mais il n'y a pas de pores carinaux. Les Surirellinées présentent divers types de structures du canal raphéen. Ainsi, chez les *Denticula,* la cellule fusiforme porte un canal raphéen médian. Chez les *Epithemia,* la valve est en croissant et le canal raphéen prendra la forme d'un V ouvert, dont la pointe est dans la partie médiane de la valve et les sommets aux deux pôles. Les *Rhopalodia* (eau douce et eau saumâtre) ont aussi des valves en croissant mais avec le canal raphéen rejeté sur le bord convexe.

Les *Nitzschia,* avec plus de cinq cents espèces marines ou dulçaquicoles, sont des Diatomées solitaires, de formes très variées mais ayant toujours un canal raphéen placé sur la marge de la valve. Les *Bacillaria,* dont nous avons décrit le mode curieux de déplacement, sont des *Nitzschia* en colonies rubannées.

Les *Cylindrotheca* (marins et saumâtres) ont des canaux raphéens tordus en hélice.

Chez les *Surirella* (plus de deux cents espèces surtout marines) le canal raphéen, porté sur une sorte d'aile, fait le tour complet de la valve elliptique tout comme chez les *Cymatopleura*. Chez ces derniers, la surface de la valve n'est pas plate, mais ondulée.

Les *Campylodiscus* (plus de cent espèces marines) rappellent les *Surirella* par leur canal raphéen entourant la valve, mais les frustules sont presques circulaires et tordus en forme de selle. L'ornementation est rayonnante mais avec une symétrie bilatérale.

Habitat et écologie

Les Diatomées sont presque aussi nombreuses dans les eaux douces que dans les mers. Celles qui sont dulçaquicoles peuvent même subsister dans des habitats où l'eau à l'état libre est en quantité très limitée, par exemple entre les feuilles des Mousses, dans les endroits humides, sur les écorces d'arbres, dans le sol, etc.

Les Diatomées constituent 90 % du phytoplancton marin. Elles sont en outre très abondantes sur la vase et sur les plages. Bien qu'elles soient microscopiques, on reconnaît leurs peuplements par l'enduit jaune-brun qu'elles forment sur les substrats. A côté des Diatomées planctoniques végètent des formes benthiques que l'on trouve dans la zone des marées (zone intertidale) et dans les eaux littorales peu profondes (étage infralittoral).

Que les Diatomées soient dévorées par les Animaux mangeurs de plancton ou qu'elles meurent de mort naturelle, les frustules siliceux des espèces benthiques ou planctoniques persistent et s'accumulent dans les fonds marins.

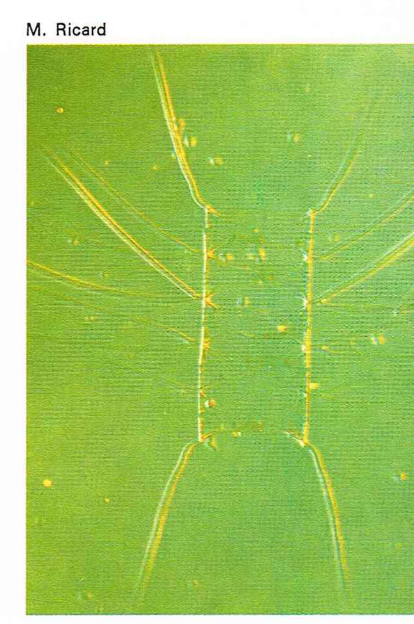
Ainsi les Diatomées jouent encore un rôle très important après leur mort. En effet, l'accumulation de leurs frustules a formé et forme toujours de puissantes couches de sédiments siliceux, dont la surface représente parfois des kilomètres carrés, et dont l'épaisseur peut atteindre plusieurs dizaines de mètres. Beaucoup de ces dépôts, qui remontent à des époques géologiques éloignées, joints à du sable, des marnes et d'autres substances organiques ou inorganiques, constituent un matériau léger et poreux que l'on nomme farine fossile, terre de Diatomées, tripoli, diatomite, kieselgühr, randannite, etc. La diatomite a de nombreuses applications industrielles par suite de sa résistance aux hautes températures, de son inertie vis-à-vis des acides et des bases, et de sa capacité d'absorber et de retenir cinq fois son propre poids de liquide. On s'en sert donc comme matériau réfractaire, isolant, abrasif, comme produit d'emballage, comme poudre absorbante en pharmacologie, comme excipient de poudres insecticides, comme substance filtrante, etc. L'un des usages les plus originaux est le renforcement, par de la farine fossile, des couleurs des panneaux de signalisation routière. On l'emploie également comme abrasif, pour le polissage notamment de l'argenterie. Comme matière inerte, on l'incorpore à la nitroglycérine pour fabriquer de la dynamite (on tend actuellement, pour ce dernier usage, à remplacer le kieselgühr par de la sciure de bois).

Les principaux gisements de terre à Diatomées se trouvent en France, dans l'Ardèche, la Haute-Loire, le Cantal, le Puy-de-Dôme et le Bassin parisien; il en existe également en Italie, en Sicile, puis en Allemagne, au Danemark, en Irlande, en Tunisie et en Californie (dans la zone de Santa-Maria en couches épaisses d'environ 1 000 m et à Lompoc avec des couches de 200 à 250 m pour des superficies de plusieurs km²).

Mais l'importance des Diatomées est surtout biologique. Ces Algues sont un élément fondamental du phytoplancton marin et servent de nourriture aux planctonophages. La richesse en vitamines A et B des huiles de foie de Poissons provient des réserves de lipides et de vitamines des Algues planctoniques. On a essayé, mais en vain pour l'instant, d'extraire directement ces vitamines des Diatomées.

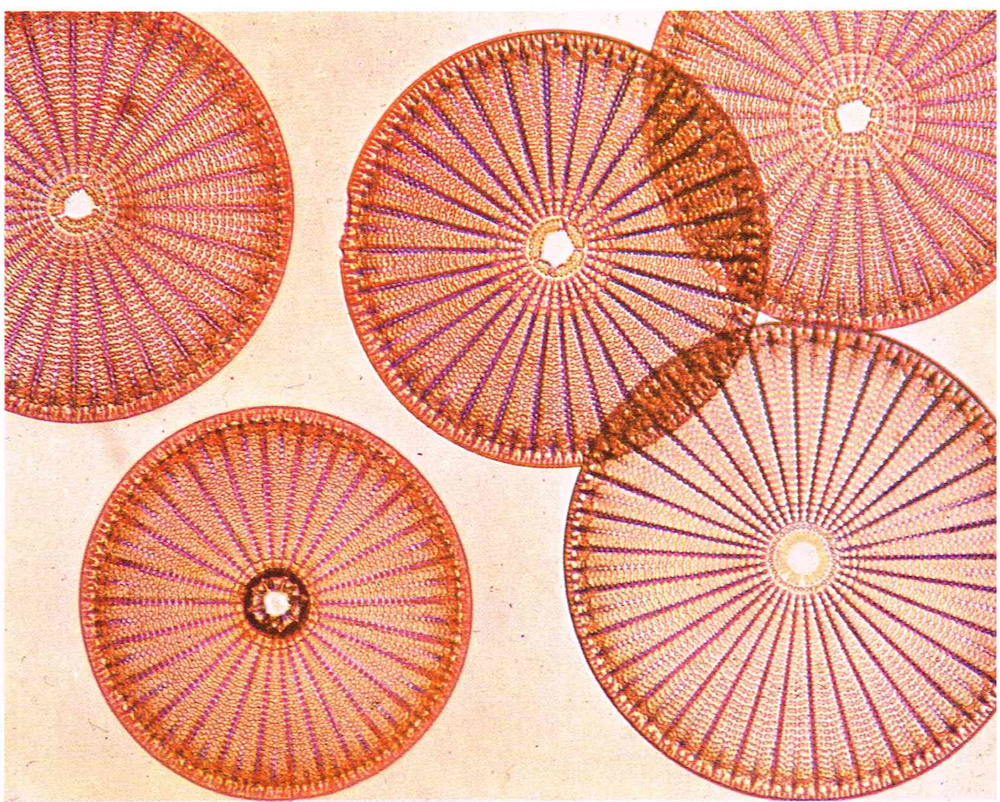
Pour terminer, signalons que, selon certains auteurs, les Diatomées auraient contribué par leur accumulation dans les mers des temps géologiques à la naissance de gisements pétroliers.

M. Ricard

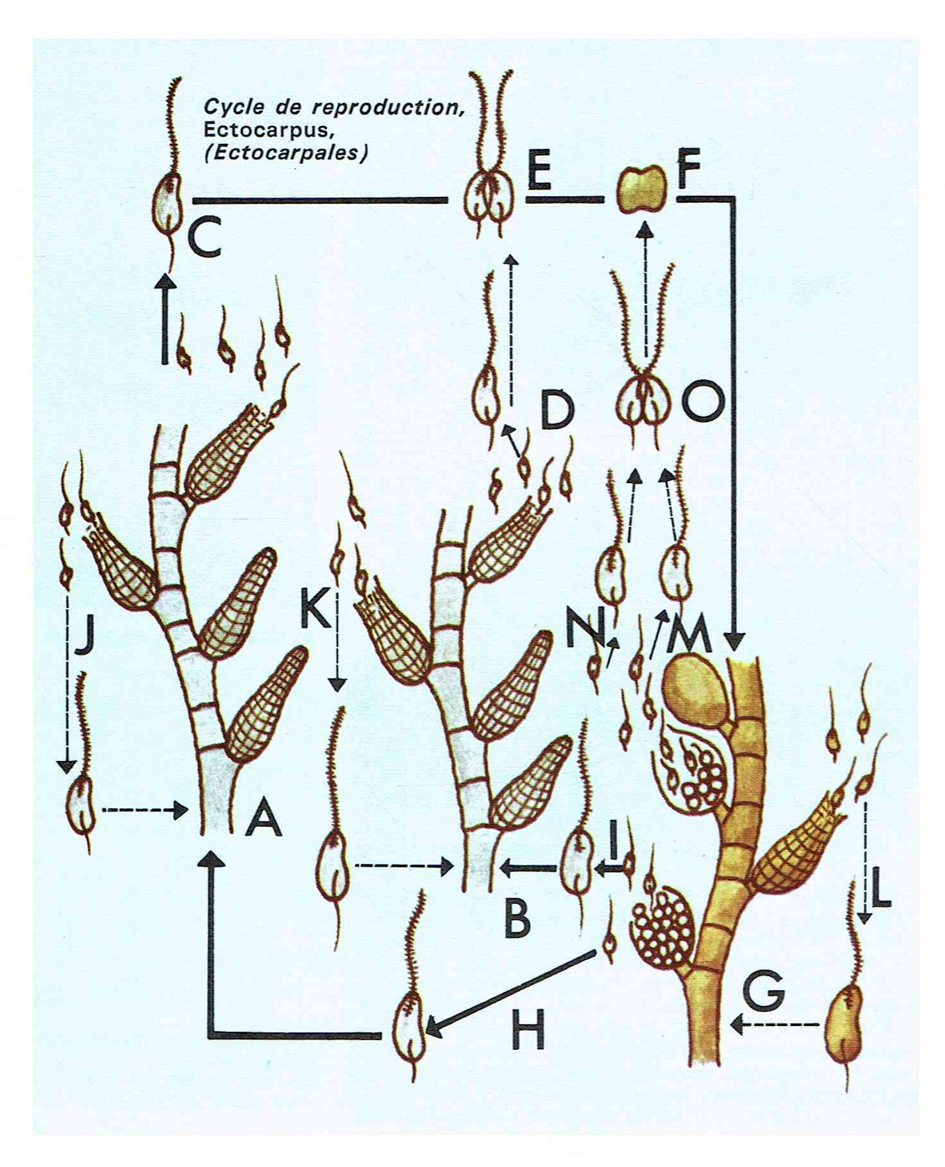


▲ **Chaetoceros decipiens.**

▼ ***Frustules de Diatomées centriques du phytoplancton de Port Townsend (États-Unis).***



Archives I.G.D.A.



▲ *A et B - Gamétophytes de sexes différents. C et D - Zoïdes équationnels se comportant comme des gamètes. E - Copulation. F - Zygote. G - Sporophyte. H et I - Zoïdes réductionnels se comportant comme des spores. J, K et L - Zoïdes équationnels se comportant comme des spores. M et N - Zoïdes réductionnels se comportant comme des gamètes. O - Copulation. Flèches simples : cycle digénétique normal; flèches en trait interrompu : modifications plus ou moins fréquentes de ce cycle. En brun : 2* n *chromosomes.*

PHÉOPHYCÉES

A l'exception de six genres, les Phéophycées, ou Algues brunes, sont marines. Si leur diversité est moins grande que celle des Algues rouges, puisqu'elles ne comprennent qu'environ 1 500 espèces, leur masse est considérable, notamment dans les mers froides et tempérées où certaines espèces atteignent plusieurs mètres de longueur.

Morphologie

Les Phéophycées ne sont jamais unicellulaires. Les formes les plus simples, et généralement les plus petites, consistent en des filaments ramifiés, composés d'une file unique de cellules *(Ectocarpus)*. Les formes plus évoluées sont constituées de cladomes formés d'un filament axial (structure uniaxiale) ou d'un faisceau d'axes (structure multiaxiale), à croissance illimitée, portant des rameaux courts latéraux, ou pleuridies; les thalles peuvent avoir une grande diversité de formes et atteindre des tailles importantes *(Desmarestia, Laminaria, Fucus)*. Quand les cellules du filament axial ne subissent que des divisions transversales, on dit que la structure est *haplostique,* tandis que lorsque des cloisons longitudinales s'ajoutent aux cloisons transversales, la structure est appelée *polystique*.

La croissance du thalle peut s'effectuer selon différents processus. Dans certains cas, quelques cellules localisées à différents niveaux du filament se divisent activement par des cloisonnements transversaux qui engendrent dans les deux directions opposées de nouvelles cellules : cette croissance est dite intercalaire (chez certaines Ectocarpales). Dans d'autres cas, les cellules qui se cloisonnent sont localisées à un seul niveau; les cellules engendrées vers le bas constituent le filament axial avec ses pleuridies et ses axes secondaires, tandis que, vers le haut, les cellules plus étroites forment un poil peu coloré dont l'extrémité distale se détruit progressivement : c'est là le type de croissance trichothallique (certaines Chordariales). Quand la croissance du thalle est assurée par les cloisonnements successifs d'une seule cellule apicale, on dit que la croissance est terminale (Dictyotales, Sphacélariales, Fucales). Chez certaines Phéophycées, la croissance est marginale; les thalles, étalés en éventail, sont constitués de filaments à structure polystique, soudés latéralement, dont la croissance simultanée peut être trichothallique (gamétophyte des *Cutleria*) ou terminale *(Padina,* sporophyte des *Cutleria)*. Enfin, la croissance peut être due à l'activité d'un méristème intercalaire (Laminariales).

Cytologie

Les parois cellulaires, pauvres en cellulose, sont riches en composés pectiques; parmi ceux-ci, l'algine, ou acide alginique, leur constituant essentiel, est extrait des Laminariales.

Les cellules, généralement uninucléées, sont pourvues de plastes de formes et de tailles diverses; des pyrénoïdes, de structure homogène, en forme de poire et suspendus aux plastes, sont présents chez plusieurs espèces généralement considérées comme peu évoluées (Ectocarpales, Chordariales, Dictyosiphonales). Les plastes sont formés de thylacoïdes groupés par trois. La coloration brune de ces Algues est due à la présence de divers caroténoïdes, la fucoxanthine en particulier; ceux-ci masquent les pigments verts constitués par les chlorophylles a et c.

Les produits du métabolisme sont essentiellement formés par un polyholoside, la laminarine, et par un polyalcool, le mannitol. Il n'y a jamais de glucides sous forme de grains figurés, mais parfois des lipides en gouttelettes huileuses. Le cytoplasme renferme, surtout au voisinage du noyau, de petits globules réfringents colorables, comme les vacuoles, par les colorants vitaux : ce sont des physodes, riches en substances diphénoliques.

Reproduction

Les cellules reproductrices des Phéophycées sont, en principe, des cellules nageuses, ou zoïdes; ceux-ci possèdent deux flagelles d'inégale longueur, insérés latéralement, dont seul l'antérieur est pourvu de mastigonèmes.

Les zoïdes sont produits dans des cystes de deux types différents : les uns, pluriloculaires, cloisonnés en petites logettes qui émettent ensuite chacune un zoïde équationnel; les autres, uniloculaires, dont le contenu divisé après méiose et sans formation de parois cellulaires produit des zoïdes réductionnels, donc, en principe, à *n* chromosomes.

Dans la mesure où l'on connaît le comportement de ces zoïdes, on les nomme gamètes s'ils copulent, ou spores s'ils germent sans copulation; les cystes qui les produisent sont alors respectivement des gamétocystes ou des sporocystes.

A l'exception des Fucales, toutes les Phéophycées, que l'on qualifie de Phéosporophycidées, ont, en principe, un cycle digénétique. Les individus haploïdes portent des gamétocystes pluriloculaires générateurs de gamètes équationnels *(n* chromosomes*)* qui copulent entre eux et donnent des zygotes (2 *n* chromosomes). Chaque zygote se développe en un individu diploïde portant des sporocystes uniloculaires, générateurs de spores réductionnelles (*n* chromosomes) qui se développent en de nouveaux individus haploïdes.

Ce cycle digénétique simple où les individus haploïdes sont des gamétophytes, et les individus diploïdes des sporophytes, peut présenter diverses complications qui ont été révélées par des cultures en laboratoire, et dont nous ne donnerons que quelques exemples : chez de nombreuses espèces, les deux sortes d'individus (gamétophytes et sporophytes) portent, outre les cystes qui les caractérisent (gamétocystes ou sporocystes), des

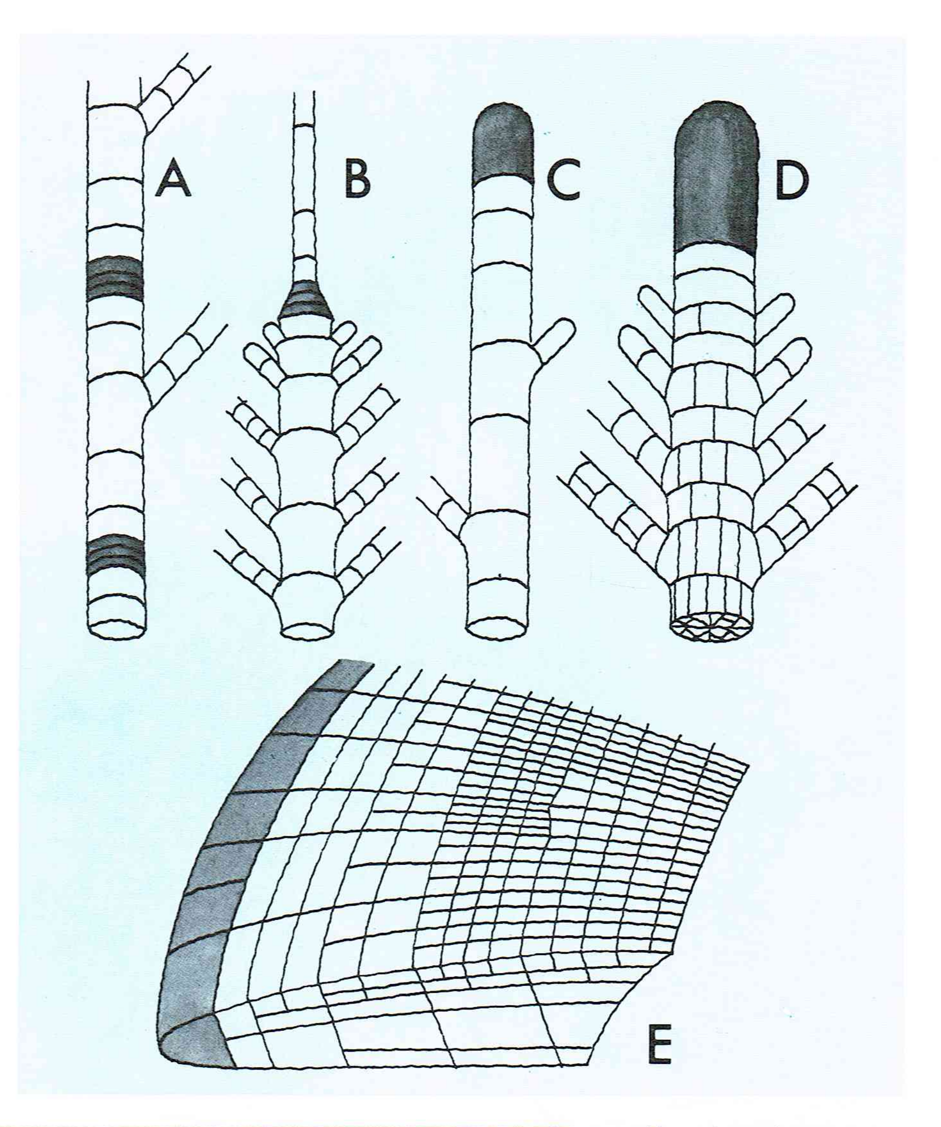
sporocystes pluriloculaires dont les spores équationnelles redonnent des individus identiques à ceux qui les ont produits ; il arrive aussi que les zoïdes méiotiques issus des cystes uniloculaires, au lieu d'engendrer des individus haploïdes, se comportent comme des gamètes : ils copulent entre eux et donnent naissance à de nouveaux sporophytes diploïdes. On rencontre de telles déviations, qui compliquent singulièrement le cycle digénétique, chez de nombreuses espèces et surtout chez les Ectocarpales, les Chordariales et les Dictyosiphonales ; cependant certaines d'entre elles ne semblent se manifester que dans des conditions particulières de l'environnement.

Les gamètes, de potentialités différentes, peuvent être morphologiquement semblables ou non entre eux. Chez les *Ectocarpus,* ils proviennent de gamétocystes pluriloculaires dont les logettes sont de même taille : les gamètes sont isogames. Chez d'autres Ectocarpales *(Giffordia secunda),* les gamètes sont de tailles différentes ; les gamètes mâles proviennent de gamétocystes pluriloculaires à petites logettes, et les gamètes femelles de gamétocystes pluriloculaires à grandes logettes, si bien qu'on peut distinguer des gamétocystes mâles et des gamétocystes femelles : dans ce cas, il y a anisogamie. Cette anisogamie peut être plus prononcée : chez les Cutlériales, les gamétocystes mâles sont divisés en de nombreuses petites logettes produisant chacune un petit gamète mâle, et les gamétocystes femelles comportent des logettes beaucoup plus grandes et peu nombreuses. Chez les Dictyotales, les gamétocystes mâles, cloisonnés en de très nombreuses petites logettes, émettent des gamètes mâles à un seul flagelle, tandis que chaque gamétocyste femelle ne renferme qu'un volumineux gamète sans flagelle, ou oosphère, incapable de se mouvoir activement : dans ce cas, il y a oogamie.

Dans les sporocystes uniloculaires, il peut y avoir aussi réduction du nombre des spores (Cutlériales, Dictyotales).

Les gamétophytes produisent généralement soit des gamètes mâles, soit des gamètes femelles (espèces dioïques) ; les gamétophytes mâles et femelles, parfois de formes non identiques (Laminariales), sont le plus souvent indistincts morphologiquement.

Bien que le schéma de l'alternance stricte d'un gamétophyte et d'un sporophyte présente parfois, comme nous l'avons vu, certaines modifications, on peut dire que les Phéosporophycidées ont un cycle digénétique. Si chez

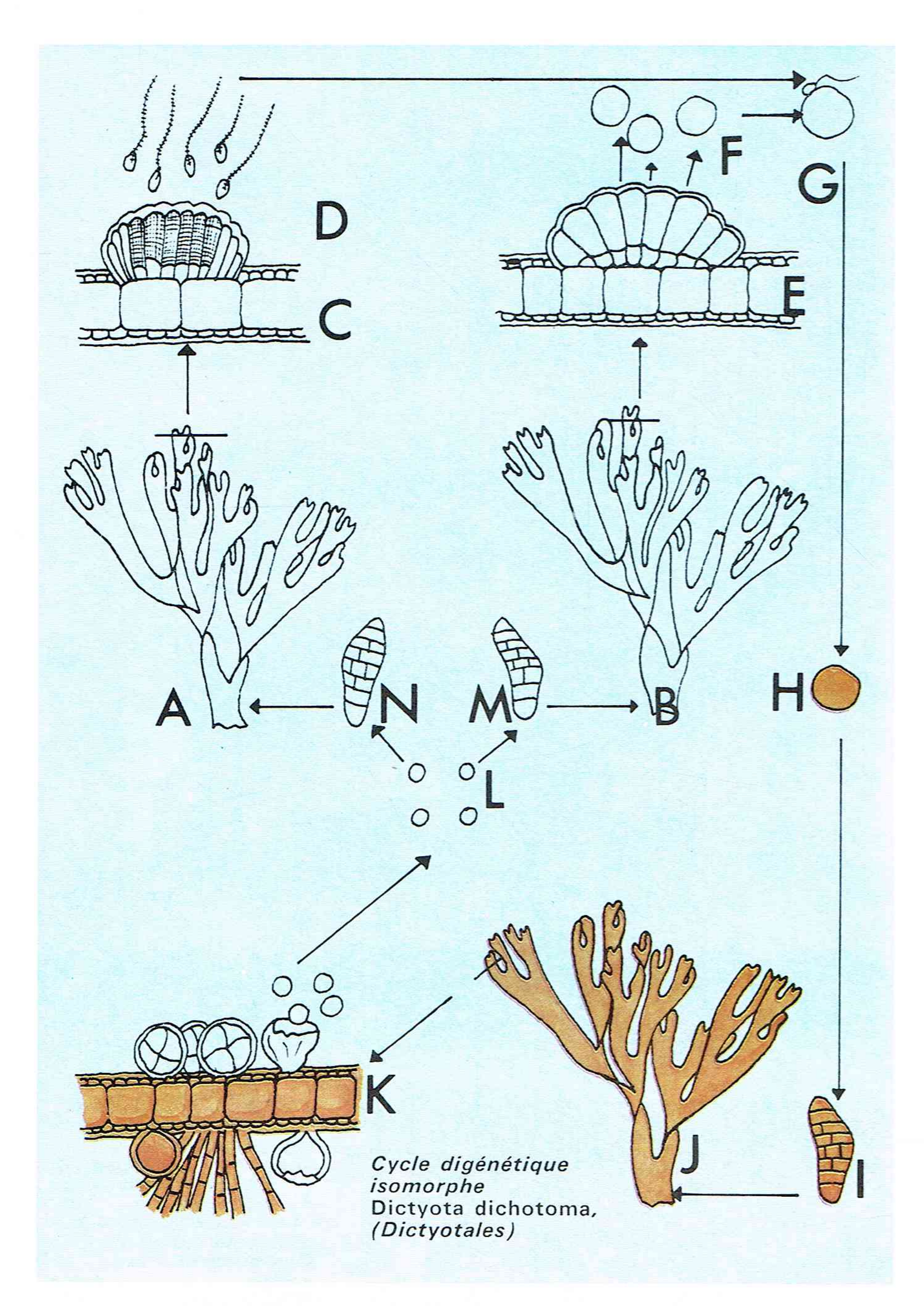


▲ *Type de croissance et structure du thalle des Phéophycées. A à C - Structure haplostique. A : croissance intercalaire. B : croissance trichothallique. C : croissance terminale. D et E - Structure polystique. D : croissance terminale. E : croissance marginale. En gris : cellules en voie de division.*



Ph. G. Trouillet - Jacana

◀ **Fucus vesiculosus,** *Phéophycée particulièrement abondante dans la zone des marées.*



Cycle digénétique isomorphe
Dictyota dichotoma,
(Dictyotales)

▲ *A - Gamétophyte mâle. B - Gamétophyte femelle. C - Coupe transversale dans le gamétophyte mâle montrant un groupe de gamétocystes cloisonnés en nombreuses logettes. D - Gamètes mâles. E - Coupe transversale dans le gamétophyte femelle montrant un groupe de gamétocystes renfermant chacun un seul gamète femelle (oosphère). F - Oosphères. G - Copulation. H - Zygote. I et J - Sporophyte, jeune et adulte. K - Coupe transversale dans le sporophyte montrant des sporocystes dont le contenu se divise, après méiose, en quatre spores. L - Spores. M et N - Jeunes gamétophytes mâle et femelle. En brun : 2* n *chromosomes. (D'après Thuret.)*

certaines d'entre elles gamétophyte et sporophyte sont morphologiquement identiques (cycle isomorphe ; *Dictyota*), chez d'autres les deux générations sont nettement dissemblables, l'une des phases (très généralement le gamétophyte) pouvant être microscopique et passant donc inaperçue dans la nature (cycle hétéromorphe ; Laminariales).

Contrairement aux Phéosporophycidées, le cycle des Fucales ne comprend qu'une seule génération. Leur thalle, toujours de structure évoluée, est diploïde et porte des gamétocystes dans lesquels les gamètes se forment après méiose. La copulation des gamètes mâle et femelle, par oogamie, produit un zygote à 2 n chromosomes qui donne naissance directement à un nouvel individu diploïde. Un tel cycle, que l'on peut rapprocher de celui des Animaux, est monogénétique. Il caractérise les Fucales qui sont des Cyclosporophycidées.

CLASSIFICATION

La classe des Phéophycées est divisée en deux sous-classes : les Phéosporophycidées, à cycle, en principe, digénétique, et les Cyclosporophycidées (avec l'unique ordre des Fucales), à cycle monogénétique.

● *Phéosporophycidées*

Elles groupent onze ordres qui se distinguent par la structure et le mode de croissance de l'appareil végétatif, par la nature de l'alternance de générations (iso- ou hétéromorphe) et enfin par le type de la reproduction sexuée (par planogamie iso- ou anisogame, ou par oogamie).

Ectocarpales

Cet ordre renferme des Algues peu différenciées, composées de filaments unisériés, ramifiés, à croissance intercalaire.

Les gamétophytes et les sporophytes sont morphologiquement semblables. Il y a isogamie *(Ectocarpus)* ou anisogamie *(Giffordia)*. Le cycle digénétique peut présenter diverses complications.

La famille des Ectocarpacées comprend de nombreux genres (*Pylaiella, Ectocarpus, Giffordia, Feldmannia,* etc.) bien représentés sur nos côtes atlantiques et méditerranéennes. Généralement épiphytes sur de grandes Algues, elles forment de fines touffes, brunâtres ou jaunâtres, fixées par des filaments qui rampent ou pénètrent à l'intérieur du substrat; quelques espèces, comme l'*Ectocarpus siliculosus,* peuvent atteindre une trentaine de centimètres de longueur. Parmi les très rares Phéophycées d'eau douce, signalons le genre *Bodanella,* connu seulement de quelques stations dans les lacs alpins, et le genre *Pleurocladia,* assez bien représenté dans les lacs d'Europe, et qui forme des coussinets bruns de 1 mm de diamètre, épiphytes sur les tiges des plantes aquatiques.

Bien différentes d'aspect sont les Ralfsiacées, constituées de courts filaments dressés, plus ou moins coalescents latéralement, et qui s'étalent en croûtes discoïdes, brunes, étroitement appliquées sur les rochers. Comme les Ralfsiacées marines, l'*Heribaudiella* forme des croûtes minces sur les cailloux des torrents des Pyrénées et du Massif central.

Tiloptéridales

Ce petit groupe d'Algues, à l'aspect d'*Ectocarpus,* mais dont la fronde à croissance trichothallique peut devenir polystique à la base, n'est représenté que par une seule espèce sur les côtes françaises, *Tilopteris mertensii.* Le cycle de reproduction est mal connu.

Sphacélariales

Leurs thalles, très généralement à structure polystique, sont remarquables par leurs cellules apicales très distinctes, bourrées de physodes.

Chez la plupart des espèces, les frondes dressées sont des cladomes uniaxiaux à axe polystique portant des rameaux courts. Les thalles des *Sphacelaria,* de taille réduite, présentent des rameaux disposés de façon irrégulière *(Sph. fusca)* ou régulière *(Sph. plumula).* Les *Halopteris,* aux rameaux pennés et alternes, atteignent plusieurs centimètres de longueur. Chez les *Cladostephus,* parfois longs de 20 à 30 cm, l'axe cortiqué est garni, à intervalles réguliers, de verticilles de courts rameaux.

Gamétophytes et sporophytes sont morphologiquement semblables. La plupart des Sphacélariales sont isogames; seuls les *Halopteris* sont oogames. En outre, la plupart des *Sphacelaria* peuvent se multiplier végétativement par l'intermédiaire de sortes de boutures, nommées propagules, de formes diverses selon les espèces, qui se détachent du thalle et se développent ensuite en un nouvel individu.

Cutlériales

Ce petit ordre n'est représenté sur nos côtes que par deux genres : *Zanardinia* et *Cutleria.* Les thalles sont formés par la coalescence latérale de filaments à structure polystique, à croissance trichothallique.

Les gamétocystes mâles et femelles produisent des gamètes fortement anisogames.

Tandis que, chez les *Zanardinia,* l'alternance de générations est de type isomorphe, chez les *Cutleria,* les sporophytes, macroscopiques mais de forme et de structure

différentes de celles des gamétophytes, avaient été rapportés à un autre genre *(Aglaozonia)*. Le gamétophyte du *Cutleria multifida*, par exemple, est constitué de lames dressées, d'une vingtaine de centimètres environ, très ramifiées et à croissance trichothallique, alors que le sporophyte (dénommé *Aglaozonia parvula*) est un thalle de 3 à 4 cm, entièrement rampant, découpé et lobé, dont la croissance marginale s'effectue par une bordure de cellules initiales. L'alternance entre gamétophyte et sporophyte n'est pas toujours régulière : les gamètes femelles du *C. multifida* peuvent, par parthénogenèse, engendrer de nouveaux gamétophytes; d'autre part, les spores du sporophyte *(Agl. parvula)* peuvent se former sans méiose, donnant de nouveaux sporophytes.

Dictyotales

Bien qu'il comprenne une seule famille, cet ordre renferme des Algues de formes diverses. Chez les *Dictyota* et les *Dilophus*, la croissance du thalle s'effectue grâce à une cellule terminale unique donnant naissance à une fronde rubannée, ramifiée dichotomiquement; elle comporte une couche de grandes cellules internes enveloppées par une couche de petites cellules assimilatrices. Chez d'autres genres *(Padina, Zonaria)*, les thalles, constitués par la coalescence latérale de filaments à structure polystique, s'accroissent par le bord de la fronde étalée en éventail.

Les gamétocystes mâles ou femelles sont groupés en sores. Les gamétocystes mâles sont pluriloculaires et produisent de nombreux gamètes uniflagellés; les gamétocystes femelles sont uniloculaires, et chacun d'eux libère une unique oosphère immobile. Les zygotes sont formés par oogamie. Sur les sporophytes, les sporocystes uniloculaires, où s'effectue la méiose, ne produisent que quatre spores (tétraspores) dépourvues de flagelles. Gamétophytes et sporophytes sont identiques. L'alternance régulière de ces deux générations ne doit pas être toujours réalisée : dans la Manche, par exemple, le nombre de sporophytes du *Padina pavonia* est nettement supérieur à celui des gamétophytes; il est possible que les cellules mères des tétraspores donnent, par apoméiose, des tétraspores à 2 n chromosomes qui engendrent une nouvelle génération diploïde, ce processus pouvant se renouveler successivement plusieurs fois.

Scytosiphonales

Les Algues de cet ordre ont des frondes, à croissance d'abord trichothallique puis intercalaire, foliacées *(Petalonia)* ou cylindriques et tubuleuses *(Scytosiphon)*, ou encore vésiculeuses *(Colpomenia)*. Leurs cellules ne renferment qu'un seul plaste pariétal.

Les zygotes se forment par planogamie, iso- ou anisogame.

Des cultures en laboratoire ont montré que le cycle des Scytosiphonales, demeuré longtemps inconnu, présente des sporophytes morphologiquement différents des gamétophytes. Les sporophytes, plus réduits que les gamétophytes mais toutefois macroscopiques, sont constitués par des thalles rampants dont l'aspect, filamenteux ou en croûte, serait peut-être déterminé par les conditions du milieu (lumière, température, composition chimique, etc.). Le cycle nucléaire n'est pas encore élucidé.

Vraisemblablement en provenance du détroit de Behring, le *Colpomenia peregrina*, espèce voisine du *C. sinuosa* connu depuis toujours en Méditerranée, est apparu subitement vers 1905 sur nos côtes atlantiques (Vendée, Bretagne, Normandie) où il a provoqué des dégâts inattendus dans les huîtrières. Les thalles du *Colpomenia*, globuleux et creux, emprisonnent de l'air et forment ainsi des sortes de ballons atteignant jusqu'à 35 cm de diamètre. Ils peuvent se développer sur différents substrats (rochers, Algues fixées) mais aussi sur des supports non fixés comme les huîtres : constituant de véritables petits flotteurs, ils les entraînent vers le large. Cette apparition de la « voleuse d'huîtres » a provoqué une abondante littérature au début du siècle.

Chordariales

Cet ordre réunit plusieurs familles qui renferment des Algues d'aspects très divers. Les plus simples, de petite taille et presque toujours épiphytes, sont filamenteuses; leur appareil végétatif forme de petits disques rampants *(Myrionema)*, des coussinets hémisphériques *(Elachista, Myriactula)* ou des tubercules mamelonnés *(Leathesia)*. Les plus complexes, qui peuvent atteindre plusieurs décimètres de longueur, sont constituées de cladomes à axe haplostique unique *(Mesogloia, Liebmannia)* ou multiple *(Chordaria, Sauvageaugloia)* avec une garniture de pleuridies. Selon les genres, la croissance est trichothallique ou terminale.

Les gamètes copulent par planogamie isogame. Le cycle de reproduction des Chordariales est caractérisé par le fait que, contrairement au sporophyte qui est macroscopique, le gamétophyte est réduit à des filaments microscopiques (ou microthalles) qui passent inaperçus dans la nature : le cycle est donc digénétique, hétéromorphe. Ce cycle présente de nombreuses complications chez diverses espèces. La génération macroscopique ne s'observe dans la nature que durant quelques mois (généralement en été); pendant le reste de l'année, l'espèce subsiste à l'état microscopique en produisant plusieurs générations successives de microthalles avant que réapparaisse la génération macroscopique.

Sporochnales

Les Algues de ce petit groupe sont constituées de cladomes multiaxiaux. La croissance est assurée par une couche de cellules dont les divisions donnent au-dessous d'elles un faisceau d'axes haplostiques coalescents, entourés de pleuridies corticantes, et au-dessus une touffe de filaments simples pigmentés; tous les apex portent ces sortes de touffes de poils caractéristiques.

Les Sporochnales sont oogames. Leur cycle digénétique hétéromorphe comporte un gamétophyte microscopique,



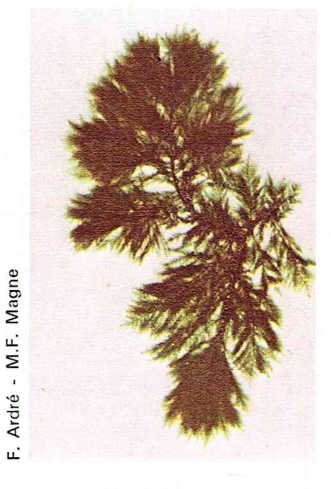
F. Ardré - M.F. Magne

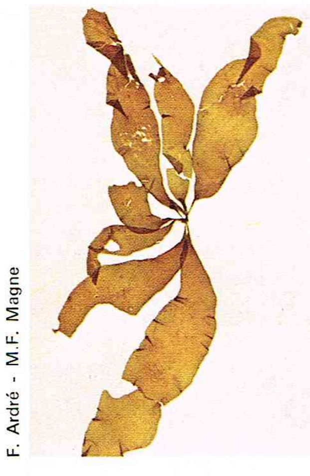
▲ **Pylaiella littoralis** ***(Ectocarpales, Roscoff).***

▼ **Padina pavonia,** ***Dictyotale abondante en Méditerranée.***



Fotosub


F. Ardré - M.F. Magne


F. Ardré - M.F. Magne

▲ *Sphacélariales :* **Halopteris filicina** *(en haut). Scytosiphonales :* **Petalonia fascia** *(en bas).*

par conséquent invisible dans la nature, et un sporophyte pouvant atteindre plusieurs décimètres de longueur *(Carpomitra, Sporochnus, Nereia)*. Les Sporochnales, surtout répandues dans l'hémisphère Sud, vivent généralement en profondeur.

Desmarestiales

Ce sont des Algues de grande taille. Leur fronde est constituée d'un cladome uniaxial haplostique à croissance subterminale. L'axe, avec ses pleuridies, est enrobé dans un cortex complexe ; le filament, engendré au-dessus de la zone de croissance, se garnit lui aussi de pleuridies, donnant au thalle pendant l'hiver un aspect plumeux ; en été, lorsque la croissance a cessé, ce poil tombe.

Les frondes sont cylindriques, comme chez les *Arthrocladia*, ou plus ou moins aplaties, comme chez les *Desmarestia* dont certaines espèces atteignent 2 à 3 m de longueur. Ces grands individus représentent la génération sporophytique diploïde ; certaines cellules corticales se transforment en sporocystes uniloculaires qui, après méiose, libèrent des spores nageuses à *n* chromosomes. Ces spores germent directement en filaments microscopiques qui représentent la génération gamétophytique haploïde. Les gamètes mâles nageurs et les gamètes femelles immobiles, ou oosphères, sont produits sur les mêmes individus ou sur des individus différents ; l'oosphère restant souvent partiellement incluse dans son gamétocyste, la copulation par oogamie produit un sporophyte diploïde qui reste fixé sur le gamétophyte durant son développement. Ce cycle est donc digénétique, hétéromorphe.

Ces Algues, qui croissent à très basse mer ou en profondeur, sont largement distribuées dans les deux hémisphères et surtout dans les mers froides et tempérées.

Les *Desmarestia*, appelés « oseilles de mer », sont remarquables par leur extrême acidité (pH 1,8 à 0,78) ; ces acides sont contenus dans de grosses vacuoles spécialisées ; cette acidité serait due essentiellement à de l'acide sulfurique, et non pas à un mélange d'acide malique et citrique comme on l'avait supposé.

Dictyosiphonales

Cet ordre rassemble de nombreuses Algues réparties en plusieurs familles.

Les thalles sont caractérisés par une structure polystique et une croissance tout d'abord trichothallique qui devient rapidement intercalaire. La fronde adulte, qui peut atteindre plusieurs décimètres de longueur, présente divers aspects : elle peut être en cordon plein non ramifié *(Litosiphon)*, en lame mince *(Punctaria)*, en tube non ramifié *(Asperococcus)* ou ramifié *(Stictyosiphon, Striaria)*.

Il y a isogamie ou anisogamie. Le cycle digénétique de ces Algues comporte l'alternance de sporophytes macroscopiques diploïdes et de gamétophytes microscopiques haploïdes. Il présente souvent de nombreuses complications : plusieurs générations microscopiques peuvent se succéder avant que réapparaisse la génération macroscopique.

Laminariales

Les Laminariales sont remarquables par leurs formes si spéciales, leur abondance et leur taille qui, généralement, dépasse de beaucoup celle de toutes les autres Algues. Nombre d'entre elles font l'objet d'une exploitation industrielle.

Cet ordre, qui comprend cinq familles, est cependant très homogène. Toutes les Algues qui le composent sont caractérisées par leur organisation morphologique et anatomique complexe, leur reproduction sexuée par oogamie, leur alternance de générations entre un sporophyte diploïde atteignant souvent plusieurs mètres de longueur, et un gamétophyte haploïde microscopique.

A l'exception du genre *Chorda* qui représente à lui seul une famille (Chordacées), les Laminariales ont toutes un thalle massif, coriace, de forme caractéristique pour chaque espèce, mais dans lequel on peut schématiquement reconnaître un stipe plus ou moins long, fixé par sa base aux rochers grâce à des crampons et portant au sommet une lame, simple ou découpée en lanières.


Boubat - Top Réalités

▶ *Après une période de gros temps, quantité d'Algues sont arrachées des fonds rocheux et entraînées vers le littoral où elles sont ramassées.*

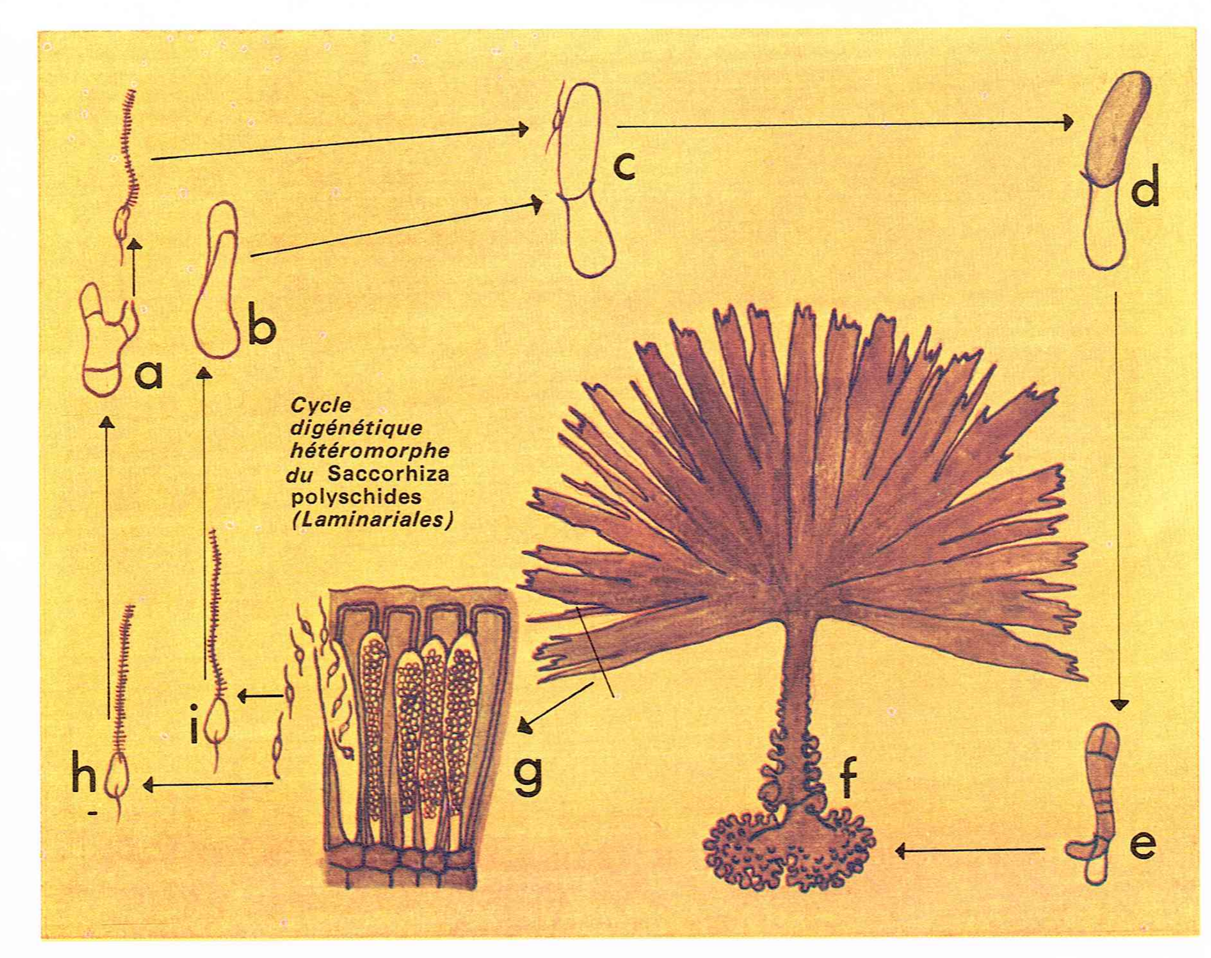
Les Laminariales présentent une structure anatomique complexe et des tissus différenciés. Chez plusieurs espèces, on peut distinguer un tissu cortical de petites cellules dont les plus externes sont pigmentées, tissu qui présente parfois des canaux remplis de mucilage, et un tissu médullaire formé de filaments longitudinaux de longues cellules dont, chez certaines espèces, les cloisons transversales sont percées de nombreuses perforations; ces cellules, qui rappellent les tubes criblés du liber des plantes vasculaires, jouent sans doute, comme eux, un rôle dans la circulation des substances nutritives. L'accroissement en épaisseur se fait grâce à la division active des cellules corticales externes photosynthétiques. Durant toute la vie de l'Algue, la croissance en longueur, d'un type très particulier, est assurée par une zone méristématique localisée au point de jonction du stipe et de la lame (zone stipo-frondale), ce qui permet vers le bas l'allongement du stipe, et vers le haut l'accroissement de la lame.

Ces Algues de très grande taille constituent la génération sporophytique diploïde. Les sporophytes produisent uniquement des sporocystes uniloculaires; ceux-ci, entremêlés de cellules protectrices stériles, sont groupés perpendiculairement sur la surface des thalles, formant des sores étendus, de couleur plus sombre que celle du reste du thalle. Les sores peuvent former un revêtement continu sur tout le thalle *(Chorda)*, mais ils sont en général localisés sur la lame *(Laminaria)* ou parfois sur de petites expansions latérales foliacées *(Alaria)*. Après méiose, les sporocystes uniloculaires libèrent des spores biflagellées (16 à 128 par sporocyste, selon les espèces) qui, après avoir nagé un certain temps, se fixent sur le substrat et germent en de courts filaments rampants plus ou moins ramifiés. Ces thalles microscopiques représentent la génération gamétophytique haploïde. Les spores d'un même sporocyste produisent un pourcentage égal de gamétophytes mâles et femelles, le sexe étant déterminé lors de la méiose. Les gamétophytes mâles portent de petits gamétocystes dont chacun émet un seul gamète nageur; sur les gamétophytes femelles, parfois réduits à une seule cellule *(Saccorhiza)*, les



Claude Rives - Marina Cedri

▲ *Peuplement de* Laminariales *photographié en profondeur (Atlantique).*



◀ *a. - Gamétophyte mâle (microscopique) avec deux gamétocystes dont l'un a libéré un gamète. b. - Gamétophyte femelle réduit à une seule cellule, le gamétocyste, qui contient le gamète femelle (oosphère). c. - Copulation, l'oosphère demeurant fixée à l'ouverture du gamétocyste femelle. d. - Zygote. e. - Germination du sporophyte. f. - Sporophyte (jusqu'à 5 m de longueur). g. - Coupe transversale dans le sporophyte montrant, entremêlés à des cellules protectrices stériles, des sporocystes uniloculaires dont le contenu se divise, après méiose, en de nombreuses spores, ensuite libérées. h et i. - Spores donnant l'une un gamétophyte mâle, l'autre un gamétophyte femelle. (En partie d'après des dessins de Sauvageau.) En brun : 2 n chromosomes.*

F. Magne



▲ *Himanthalia. Cette Fucale est particulièrement remarquable par son appareil végétatif réduit à une petite coupe, et ses réceptacles qui forment de longues lanières pouvant atteindre plusieurs mètres de longueur.*

Page ci-contre :
▶ *a. - Gamétophyte mâle.*
b. - Coupe transversale d'un réceptacle montrant la disposition des conceptacles mâles.
c. - Détail d'un rameau portant des gamétocystes mâles qui libèrent des gamètes méiotiques.
d. - Gamètes mâles.
e. - Gamétophyte femelle.
f. - Coupe d'un réceptacle montrant la disposition des conceptacles femelles.
g. - Détail de quelques rameaux portant des gamétocystes femelles dont l'un contient huit gamètes méiotiques, ou oosphères.
h. - Oosphères.
i, j, k. - Copulation, zygote et germination d'un gamétophyte mâle.
l, m, n. - Copulation, zygote et germination d'un gamétophyte femelle.
En brun : 2 n chromosomes.
(En partie d'après des dessins de Thuret.)

gamétocystes contiennent chacun une seule oosphère; celle-ci ne sort pas totalement de sa logette et demeure fixée sur son ouverture. C'est là qu'un gamète mâle vient la féconder et que le zygote se développe immédiatement pour donner un nouveau sporophyte diploïde.

● Cyclosporophycidées

L'ordre des Fucales, à cycle monogénétique, constitue à lui seul la sous-classe des Cyclosporophycidées.

Fucales

Ce sont des Algues très généralement vivaces, de grande dimension, les plus grandes de nos côtes atlantiques après les Laminariales. Elles sont caractérisées par leur différenciation morphologique accentuée, l'absence d'une génération haploïde et la localisation de leurs organes reproducteurs dans de petites cavités, ou conceptacles.

Les thalles, constitués de tissus compacts et fermes, croissent aux dépens d'une cellule initiale unique située dans le fond d'une dépression apicale. Cette cellule a la forme d'un tronc de pyramide à trois côtés *(Himanthalia, Cystoseira, Sargassum)* ou à quatre côtés *(Fucus)*; par le cloisonnement de sa face inférieure, cette initiale engendre un tissu médullaire, tandis que les cloisonnements des faces latérales donnent des cellules qui forment un tissu cortical dont les assises les plus externes sont pigmentées. Les ramifications proviennent de la division longitudinale de la cellule initiale. Chez certaines Fucales *(Fucus, Cystoseira, Sargassum)* le tissu superficiel se creuse de nombreuses cryptes, d'où sortent des poils incolores. Chez certaines espèces, les thalles présentent des vésicules pleines de gaz *(Fucus vesiculosus, Ascophyllum, Sargassum)*.

La morphologie des Fucales peut être très complexe et même évoquer celle de plantes supérieures.

Les Fucales se reproduisent uniquement à l'aide d'organes sexués. Les organes reproducteurs des Fucales ont une structure très homogène. Ils sont logés dans de petites cavités plus ou moins sphériques, qui ressemblent beaucoup aux cryptes pilifères et qui, comme elles, sont creusées dans le tissu cortical, et communiquent avec l'extérieur par un orifice : ce sont les conceptacles. Ceux-ci sont généralement groupés dans des parties spécialisées du thalle que l'on nomme réceptacles. Dans certains genres, comme *Fucus* et *Pelvetia*, ce sont les extrémités des ramifications qui se différencient en réceptacles fertiles, renflés et remplis de mucilage, alors que, chez les *Sargassum* et l'*Himanthalia*, par exemple, les réceptacles produits durant la période de fructification s'individualisent beaucoup plus nettement du reste du thalle végétatif; ainsi les réceptacles de l'*Himanthalia*, en forme de lanières longues de 1 à 3 m, issues de l'appareil végétatif réduit à une petite coupe, sont particulièrement remarquables.

Selon les espèces, les thalles sont unisexués, comme chez les *F. vesiculosus, F. serratus, Ascophyllum, Himanthalia* (espèces dioïques), ou hermaphrodites, comme chez les *F. spiralis, Pelvetia canaliculata* (espèces monoïques), chaque conceptacle renfermant à la fois des gamétocystes mâles et femelles. La paroi des conceptacles est tapissée de filaments sur certains desquels naissent les gamétocystes. La cellule mère du gamétocyste mâle ne renferme qu'un seul noyau à 2 n chromosomes; après une méiose et quatre mitoses supplémentaires, soixante-quatre gamètes mâles biflagellés à n chromosomes sont produits. La cellule mère du gamétocyste femelle, elle aussi, est uninucléée et à 2 n chromosomes; après une méiose suivie d'une division mitotique, huit noyaux à n chromosomes sont ainsi formés; chacun de ces huit noyaux peut devenir celui d'un gamète femelle immobile et fonctionnel, l'oosphère; c'est le cas des *Fucus* où chaque gamétocyste femelle mûr contient huit oosphères; dans les autres genres de Fucales, il y a avortement d'une partie des huit noyaux haploïdes, de sorte que le nombre d'oosphères viables est inférieur à huit : quatre chez les *Ascophyllum*, deux chez les *Pelvetia*, et un seul chez les *Himanthalia* et *Cystoseira*.

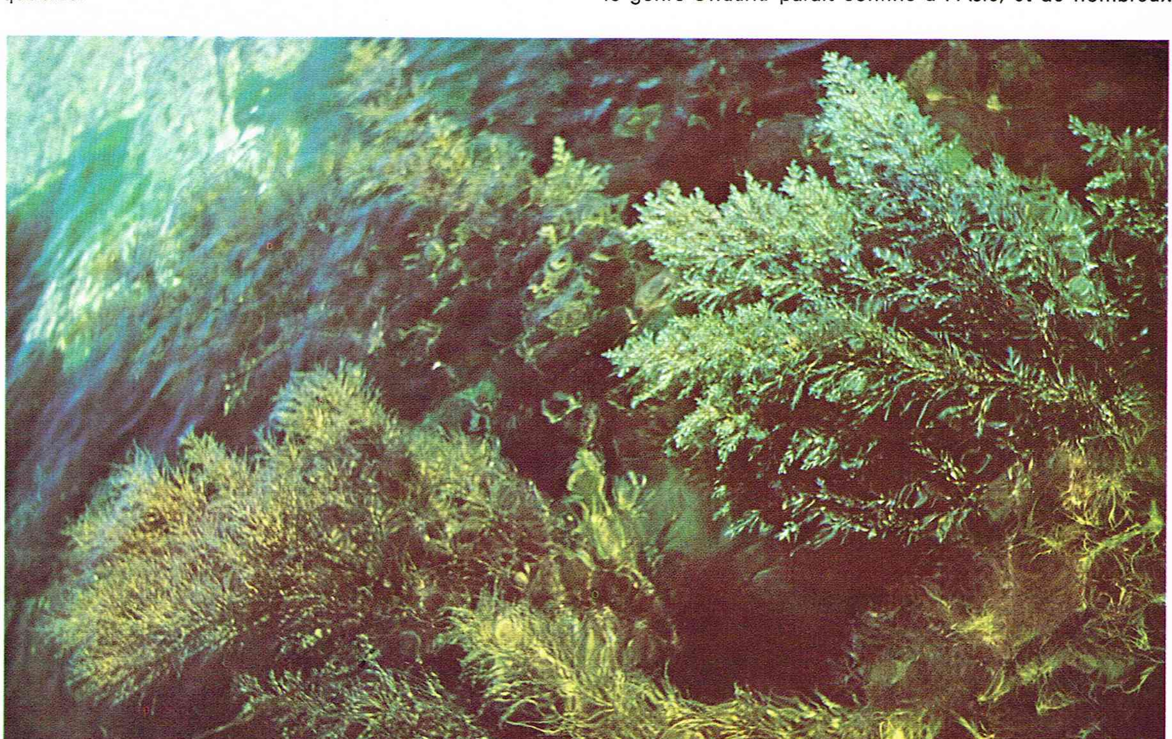
La fécondation s'effectue après la sortie des gamètes mâles et des oosphères par les pores des conceptacles. Les gamètes mâles, très petits par rapport aux oosphères, sont attirés vers elles par leurs sécrétions. Chaque oosphère est ainsi entourée par une masse de gamètes mâles qui, par leurs mouvements flagellaires, la font lentement tournoyer sur elle-même, jusqu'au moment où l'un des gamètes mâles pénètre dans le cytoplasme de l'oosphère; son noyau vient ensuite fusionner avec le noyau de celle-ci. Le zygote à 2 n chromosomes ainsi formé par oogamie germe immédiatement en un nouvel individu diploïde.

Ainsi se trouve bouclé le cycle qui ne comporte qu'une génération diploïde : il est donc monogénétique diploïde, comme chez les Métazoaires.

Distribution et écologie

Les Phéophycées sont presque exclusivement marines. Parmi celles-ci, les Laminariales et les Fucales, seuls ordres dont il sera question ici, par la masse considérable qu'elles représentent, jouent un rôle particulièrement important; leurs thalles servent à abriter une faune nombreuse et variée et sont pour elle une source de nourriture.

Les Laminariales se rencontrent dans les mers froides et tempérées, mais, à la faveur des courants froids, elles peuvent s'étendre jusqu'à des régions subtropicales et même tropicales. Bien des genres sont caractéristiques de l'un ou l'autre des hémisphères. Si les *Laminaria* sont présents dans les deux hémisphères, ils ont essentiellement une distribution nordique et sont typiques, avec les genres *Agarum* et *Alaria*, de l'hémisphère Nord. Le Pacifique Nord est riche en genres qui lui sont propres : le genre *Undaria* paraît confiné à l'Asie, et de nombreux



F. Magne

▶ *Trois espèces de Cystoseira. A gauche : C. granulata. Au centre : C. baccata. A droite : C. tamariscifolia. (Roscoff.)*

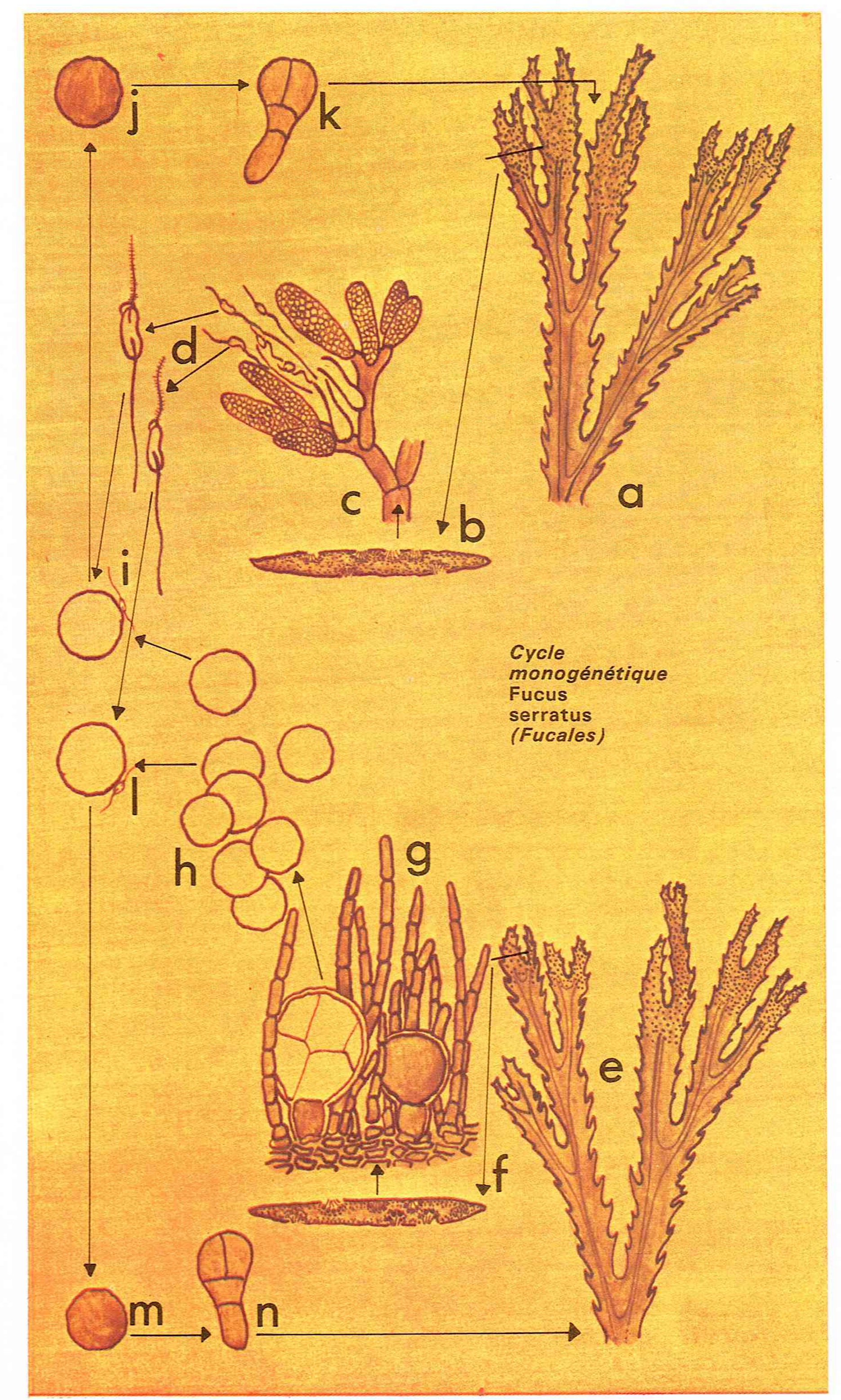
genres comme *Postelsia, Nereocystis, Pelagophycus, Egregia* sont typiques de l'Amérique du Nord. Les Laminariales caractéristiques de l'hémisphère Sud appartiennent aux genres *Lessonia, Ecklonia* et *Macrocystis;* le genre *Ecklonia* est cependant connu dans l'hémisphère Nord, en Asie; les *Macrocystis,* abondants dans les eaux froides de l'hémisphère Sud, s'étendent, grâce au courant froid de Humboldt, le long de la côte Ouest de l'Amérique du Sud jusqu'à environ 10° de latitude sud, puis réapparaissent depuis la Californie jusqu'à l'Alaska; parmi les Laminariales, le *Macrocystis pyrifera* est l'espèce qui a la répartition la plus étendue, et, parmi les Algues, celle qui atteint les dimensions les plus grandes (jusqu'à 50 m).

Les Fucales sont largement répandues dans toutes les mers mais elles sont plus abondantes, en genres et en espèces, dans l'hémisphère Sud. Les *Fucus* ne sont localisés que dans l'hémisphère Nord, ne s'étendant pas, vers le sud, au-delà du Maroc, tandis que d'autres genres comme *Hormosira* (Australie, Nouvelle-Zélande, Tasmanie) et *Durvillea* (région subantarctique) sont propres à l'hémisphère Sud. Les *Turbinaria* et les *Sargassum* sont typiques des régions tropicales et subtropicales. Grâce à leurs vésicules pleines de gaz, certaines espèces de *Sargassum* flottent à la surface de l'eau, loin des côtes, dans l'Atlantique Nord (mer des Sargasses); elles ont perdu toute aptitude à se reproduire sexuellement mais se multiplient végétativement par fragmentation des thalles; cette masse flottante abrite une faune variée.

Loin d'être uniforme, le milieu marin présente une grande diversité qui se réfléchit sur la flore. Les facteurs physico-chimiques varient dans l'espace (dans le sens vertical et horizontal) et conditionnent la répartition de chaque espèce (qu'elle appartienne aux Algues rouges, brunes ou vertes).

Les Laminariales et les Fucales prédominent sur les côtes rocheuses. Dans le sens vertical, les conditions du milieu (telles que durée et fréquence de l'émersion, lumière [quantité et qualité], température de l'eau et de l'air, turbulence, salinité, teneur en oxygène) changent; les exigences physiologiques étant différentes selon les espèces, il en résulte une répartition verticale plus ou moins nette de celles-ci. Cet étagement des espèces peut se reconnaître jusqu'à la limite où elles pénètrent en profondeur, limite qui dépend de la transparence de l'eau, mais il est particulièrement évident dans la zone de balancement des marées où les conditions physico-chimiques changent rapidement, souvent même sur de faibles distances. Dans la Manche, par exemple, on rencontre successivement, depuis les niveaux des hautes mers, les peuplements des espèces suivantes : *Pelvetia canaliculata, Fucus spiralis, Fucus vesiculosus, Fucus serratus, Laminaria digitata, Laminaria hyperborea, Laminaria ochroleuca;* les Fucales sont soumises à des périodes d'émersion plus ou moins longues selon le niveau qu'elles occupent, le *Pelvetia* pouvant rester émergé durant plusieurs jours consécutifs, tandis que le *Fucus serratus* ne l'est que peu de temps, toutes les douze heures environ; les Laminariales sont essentiellement localisées en profondeur, la partie supérieure de leurs peuplements n'émergeant que lors des marées de vive-eau pendant un temps très court.

Les variations des facteurs physico-chimiques dues à diverses causes telles que la latitude ou des particularités locales déterminent la répartition horizontale de chaque espèce. L'aire de répartition du *Laminaria hyperborea,* par exemple, s'étend depuis l'Arctique jusqu'au Portugal, mais cette espèce disparaît dans le fond du golfe de Gascogne où l'insolation et les températures sont relativement élevées, pour ne réapparaître que plus à l'ouest où les remontées d'eau froide sont fréquentes le long du littoral. Signalons enfin que la répartition horizontale des espèces n'est pas immuable dans le temps mais qu'elle est susceptible de présenter des variations plus ou moins grandes.



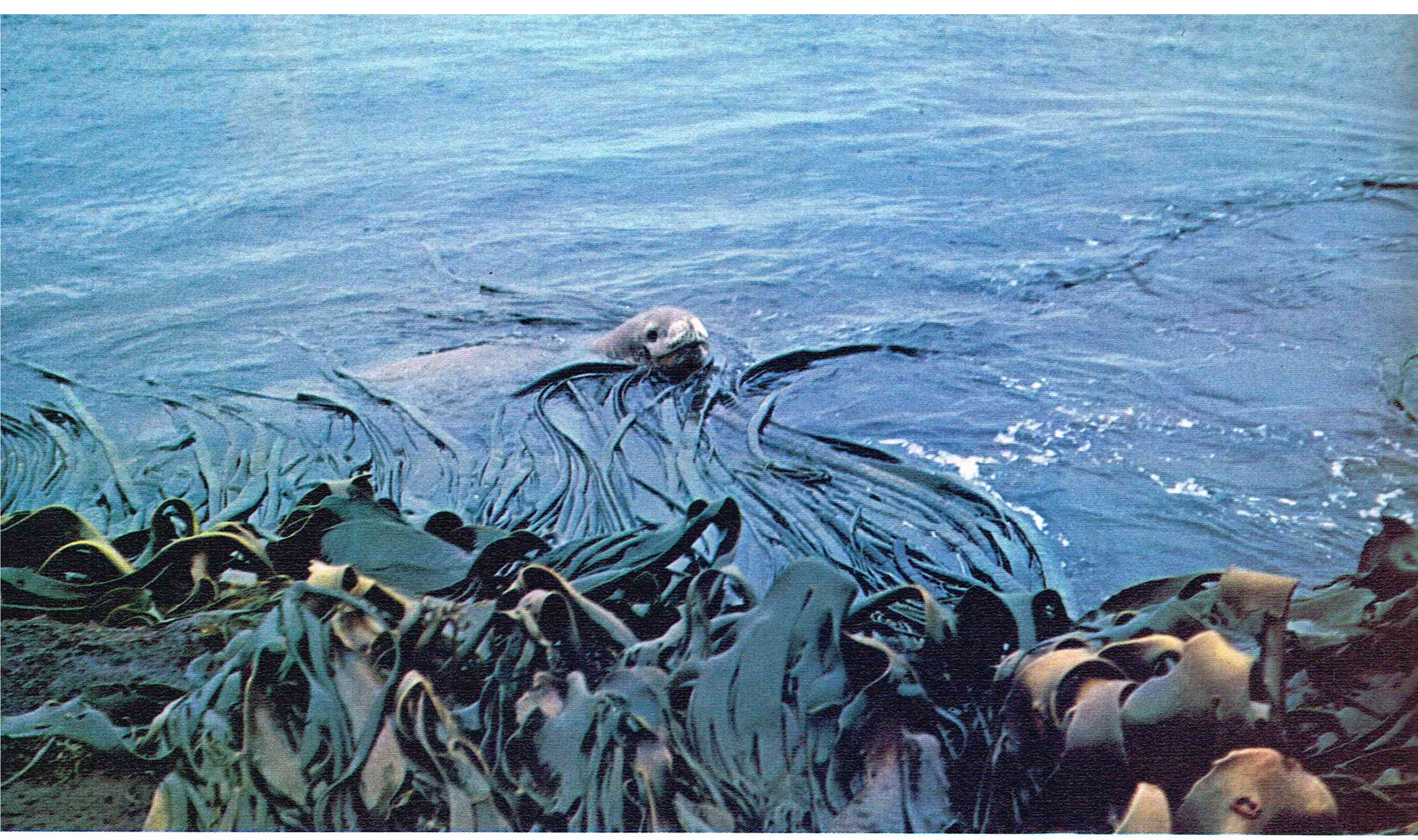
Cycle monogénétique Fucus serratus *(Fucales)*

Utilisation

Les grandes Algues brunes ont une importance directe pour l'homme dans divers domaines.

Dans l'alimentation humaine, ce sont surtout les Laminariales qui sont employées. Au Japon, après le nori qui est largement consommé, le kombu, préparé à partir de diverses espèces de *Laminaria (L. japonica, L. religiosa, L. angustata, L. ochotensis)* et d'*Undaria,* constitue aussi la base de divers plats nationaux. Non seulement récoltées dans leurs gisements naturels, ces Laminariales sont cultivées depuis longtemps par les Japonais, et plus récemment par les Chinois. Dans les endroits particulièrement favorables, les thalles peuvent atteindre 3 à 4 m de longueur et 20 à 30 cm de largeur en moins d'une année.

Employées à l'état frais ou séchées puis broyées pour en faire des farines, les Phéophycées, Laminariales et Fucales essentiellement, entrent dans l'alimentation des Animaux domestiques (volailles, porcs, bovins, moutons, chevaux) dans de nombreux pays d'Europe septentrionale, mais aussi en Amérique du Nord et bien entendu en Extrême-Orient.



Benoît Tollu - Jacana

▲ *Cette Fucale* (**Durvillea antarctica**), *dont l'aspect pourrait rappeler celui des* **Laminaria**, *est particulièrement répandue dans les eaux froides de l'hémisphère Sud.*

D'autres applications prennent une extension croissante : les engrais biologiques, à base de farines d'Algues, permettent non seulement de revaloriser les sols mais aussi de lutter contre certaines maladies des plantes; la thalassothérapie, pratiquée depuis une dizaine d'années, est prescrite dans des affections musculaires et osseuses diverses.

Mais c'est dans le domaine industriel que les utilisations des Phéophycées, essentiellement les Laminariales, sont les plus vastes.

Elles ont joué un rôle de premier plan dans l'industrie de la soude et de la potasse dès le début du XVIIe siècle, puis plus tard dans celle de l'iode, substances contenues dans leurs cendres dans des proportions relativement importantes. Mais la fabrication du carbonate de soude à partir du sel marin, puis l'extraction du chlorure de potassium des gisements de potasse de Strassfurt, et de l'iode des nitrates du Chili, amenèrent le déclin de cette industrie; elle se maintient seulement dans quelques pays, au Japon et aux États-Unis en particulier où, par carbonisation des thalles, on obtient une production relativement importante de sels d'iode et de brome, ainsi qu'un résidu charbonneux à grand pouvoir d'absorption.

Autrefois considérées comme des sous-produits de moindre valeur, ce sont actuellement des substances organiques, l'acide alginique et ses dérivés en particulier, que l'on extrait essentiellement des Laminariales. Les Algues traitées diffèrent selon les pays qui utilisent naturellement les espèces les plus appropriées qui dominent le long de leurs côtes. Les méthodes de récoltes doivent aussi s'adapter à la morphologie des thalles et à la configuration des fonds sous-marins; c'est ainsi que les immenses *Macrocystis, Nereocystis* sont facilement coupés par des bateaux faucardeurs; les *Laminaria*, longtemps ramassés à pied sec lors des grandes marées, sont de plus en plus récoltés mécaniquement à l'aide de longues perches qui permettent d'enrouler, d'arracher et de décharger les thalles dans les bateaux. Aux États-Unis, sur la côte Pacifique, les *Macrocystis* et à un moindre degré les *Nereocystis* et *Pelagophycus* constituent le matériel essentiel, tandis que, sur la côte est, on emploie les *Laminaria;* au Japon, diverses espèces de *Laminaria, Eiseinia, Ecklonia* sont traitées; en Grande-Bretagne et en France, les industries d'alginates utilisent également les *Laminaria*.

L'acide alginique est le principal constituant des parois cellulaires des Algues brunes, et il est particulièrement abondant chez les Laminariales. Sa teneur, qui varie considérablement selon les espèces, l'âge des thalles, la localisation de l'Algue, les saisons, peut atteindre 40 % du poids sec. L'acide alginique, de formule générale $(C_6H_{10}O_7)_n$, est une chaîne plus ou moins longue, suivant le degré de polymérisation, d'acide d-mannuronique, les groupes étant reliés par des liaisons glucosidiques. L'extraction comporte plusieurs phases : après déminéralisation par l'acide sulfurique dilué, les Algues, traitées par une solution de carbonate de sodium, donnent un liquide visqueux; après filtration et centrifugation de ce liquide, l'alginate de sodium (soluble) est récupéré par décantation, puis acidifié afin de permettre la précipitation de l'acide alginique (insoluble). L'acide alginique peut donner des sels avec les divers cations (alcalins, métalliques, organiques).

Les alginates alcalins (potassium, sodium, ammonium, etc.) ainsi que l'alginate de magnésium sont solubles dans l'eau. L'alginate de sodium est l'un des plus puissants colloïdes connus; il se dissout dans l'eau froide et donne des solutions dont la viscosité augmente rapidement avec la concentration; il peut produire, à des doses faibles, des solutions à haute viscosité, épaississantes, gélifiantes, émulsionnantes, stabilisantes de suspensions et de dispersions. De ces propriétés remarquables découlent des utilisations qui ne cessent de se multiplier; se mélangeant à de nombreux composés, il peut compléter ou améliorer leurs propriétés. L'alginate d'ammonium, qui a des propriétés voisines de celles de l'alginate de sodium, est employé dans le crémage du latex. L'alginate de potassium sert comme adjuvant dans certains détersifs.

D'autres alginates insolubles dans l'eau forment à l'état sec une matière d'une extrême dureté; humidifiés, ils reprennent leur plasticité. Ces alginates sont utilisés dans des domaines aussi variés que l'alimentation, l'industrie textile, les peintures, également l'odontologie, la chirurgie. Une des propriétés de ces alginates, leur solubilité dans la soude ou le carbonate, est à la base, dans l'industrie textile d'applications ingénieuses dont nous donnerons un exemple : des fils fins d'alginate de calcium sont torsadés avec des fils de laine; le tissage terminé, un lavage alcalin provoque l'élimination des fils d'alginate, laissant un tissu de laine extrêmement léger.

Les alginates mixtes, qui font l'objet de nombreuses recherches, amèneront sans doute d'autres applications.

XANTHOPHYCÉES

Les Xanthophycées sont appelées parfois Hétérocontes pour mettre l'accent sur les cellules flagellées dont les deux flagelles sont inégaux en taille et en structure, le plus long étant pleuronématé, c'est-à-dire pourvu d'une double rangée de mastigonèmes, et le court lisse et nu.

Ces Algues Chromophytes offrent deux caractères fondamentaux. Elles ont des plastes à lamelles à trois thylacoïdes et de couleur vert-jaune qui renferment de la chlorophylle a, souvent de la chlorophylle c, trois xanthophylles : anthéraxanthine, lutéine-époxide, trollixanthine, et du β carotène.

La fucoxanthine, abondante chez les autres chromophytes, manque dans les Xanthophycées. Par ailleurs, leurs réserves, assez mal connues, sont surtout des matières grasses et un polysaccharide : la chrysolaminarine. L'amidon fait toujours défaut.

Les Xanthophycées sont donc par leurs pigments et leurs réserves très voisines des Chrysophycées, mais elles en diffèrent par leurs kystes endogènes siliceux (statospores). Ces statospores globuleuses ont deux valves de même taille ou légèrement inégales ayant la forme d'une boîte coiffée d'un couvercle. Ces kystes caractéristiques donneront à leur germination des zoïdes flagellés ou amiboïdes. La reproduction asexuée se fait par bipartition où par spores flagellées (zoospores) ou non flagellées (autospores). Les zoospores possèdent deux flagelles inégaux, ou plus rarement un seul qui, dans ce cas, est pleuronématé. La reproduction sexuée a été signalée chez quelques Xanthophycées : isogamie chez *Tribonema* et *Botrydium* avec gamètes biflagellés, oogamie chez les *Vaucheria*.

La classe des Xanthophycées groupe près de cent genres et près de six cents espèces, en grande partie dulçaquicoles. On peut la diviser en six ordres d'après la structure du thalle : les *Chloramœbales*, formes flagellées, mobiles, solitaires ; les *Rhizochloridales*, formes rhizopodiques amiboïdes ; les *Hétérogloéales*, formes avec vacuoles contractiles et souvent avec une gelée, organismes coloniaux ou organismes solitaires unicellulaires avec un pédoncule gélatineux ; les *Mischococcales*, formes coccoïdes, unicellulaires ou coloniales, immobiles, à membrane bien définie ; les *Tribonématales*, formes filamenteuses, simples ou ramifiées à filaments cloisonnés ; les *Vaucheriales*, formes siphonées sans cloison, soit filamenteuses, soit vésiculeuses.

Parmi ces six ordres, les *Mischococcales* sont les plus nombreuses avec plus de soixantes genres et plus de trois cents espèces.

Chloramœbales (ou Hétérochloridales)

Cet ordre, avec une seule famille et un petit nombre d'espèces, groupe des organismes solitaires, mobiles à un ou le plus souvent deux flagelles inégaux. La membrane est mince et déformable ; les cellules ont un ou deux plastes (rarement trois ou quatre) vert jaunâtre. Citons les *Phacomonas* et *Chloromeson* du plancton marin, *Nephrochloris* des eaux douces et saumâtres.

Rhizochloridales

Les cellules sont de petites amibes présentant des plastes vert jaunâtre. Ces organismes sont solitaires et se multiplient par simple division : genre *Rhizochloris* (marin et dulçaquicole). Parfois ils se groupent en réseau par leurs pseudopodes et forment ainsi une colonie : *Chlorarachnion* (genre marin). Dans d'autres genres : *Stipitococcus* dulçaquicole et *Rhizolekane* marin, l'amibe est contenue dans une logette en forme d'urne dont l'ouverture laisse sortir de fins pseudopodes. La reproduction se fait alors par zoospores biflagellées.

Les *Myxochloris* et les *Chlamydomyxa* des eaux tourbeuses forment de grosses Amibes avec de nombreux plastes et de nombreux noyaux qui sont de véritables plasmodes. Chez *Myxochloris* qui vit dans les cellules aquifères des sphaignes, on a observé des zoospores biflagellées à un seul noyau et des kystes siliceux endogènes bivalves. Ces kystes peuvent donner soit des zoospores, soit directement de petites amibes uninucléées.

Hétérogloéales (ou Hétérocapsales)

Les genres *Heterogloea* et *Gloeochloris* ont des thalles ellipsoïdaux gélatineux libres ou fixés sur les plantes aquatiques. Dans la gelée sont dispersées de nombreuses cellules avec un ou plusieurs plastes et une ou deux vésicules contractiles. La multiplication se fait par zoïdes à un ou deux flagelles inégaux. Le genre marin *Helminthogloea* a la même structure cellulaire, mais le thalle est en forme de petit arbuscule fixé à sa base.

Chez les *Malleodendron* dulçaquicoles ou saumâtres, la cellule est fixée par un style gélatineux épais et stratifié. Elle se divise longitudinalement et forme ainsi des arbuscules dont chaque branche se termine par une cellule portant deux vésicules contractiles basales. La multiplication peut se faire aussi par zoïdes biflagellés.

Mischococcales (ou Hétérococcales)

Cet ordre est numériquement le plus important parmi les Xanthophycées. Les cellules sont solitaires ou coloniales, libres ou fixées, mais toujours immobiles et pourvues d'une membrane ferme. La multiplication se fait par zoospores flagellées ou par spores sans flagelle qui prennent dans la membrane maternelle la configuration de la cellule mère (autospores).

Parmi les formes solitaires libres, citons : *Botryodiopsis*, genre des eaux douces à cellule de 10 à 80 μ et à nombreux plastes, et dont la multiplication se fait soit par zoospores uni- ou biflagellées, soit par autospores immobiles. Dans ce groupe d'Algues solitaires, nous trouverons les formes les plus variées : tétraédriques, polyédriques, hémisphériques ; souvent, même, la membrane est ornée d'épines ou de verrues, ou de petites fossettes (scrobiculations) ordonnées régulièrement suivant trois axes se coupant à 60° (*Goniochloris* par exemple). Citons encore les *Meringosphaera* et les *Schilleriella* du plancton marin qui possèdent de longs aiguillons.

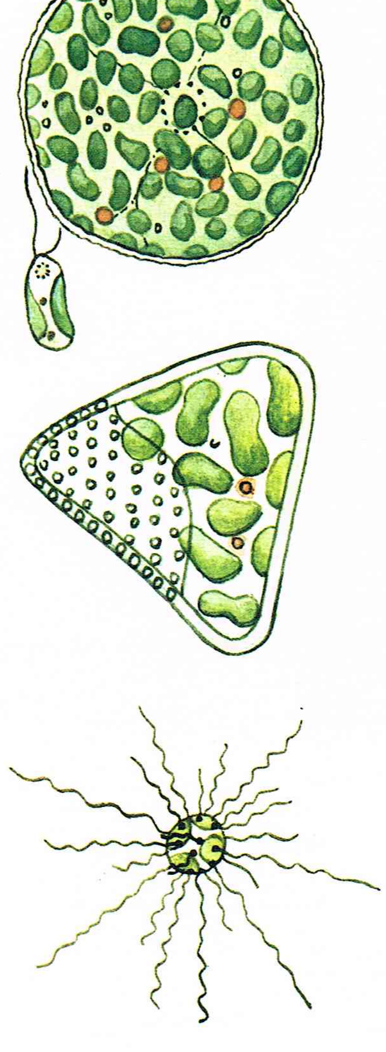
Les *Characiopsis* sont des Algues unicellulaires en forme de croissant ou de fuseau fixées par une de leurs extrémités qui s'allonge en pédoncule plus ou moins long. La multiplication se fait uniquement par zoïdes biflagellés. Comme exemple de formes coloniales libres, donnons *Chlorobotrys* dont les cellules sphériques à un ou plusieurs plastes sont groupées par quatre, huit ou seize en paquets réguliers entourés d'une gelée stratifiée. La multiplication ne s'effectue que par autosporulation.

Les *Chloropedia* forment des groupements plats d'une seule couche de quatre à seize cellules et se reproduisent par autospores et par zoospores. Les *Mischococcus* ont des cellules sphériques, portées aux extrémités de tubes gélatineux hyalins groupés en arbuscule ramifié et fixé à la base. La multiplication se fait par zoospores et par autospores. Les *Ophiocytium* sont des cylindres allongés avec de nombreux plastes pariétaux. Ils sont solitaires ou groupés en colonies libres ou fixées. Dans le cas de colonies fixées, la cellule mère, lors de la zoosporulation, s'ouvre à son sommet et laisse échapper quatre à huit zoïdes biflagellés qui se fixent immédiatement à l'embouchure du zoosporocyste, perdent leurs flagelles et s'allongent en produisant ainsi une colonie à l'aspect d'ombelle. Ces cellules filles peuvent zoosporuler à leur tour et donner ainsi une ombelle composée.

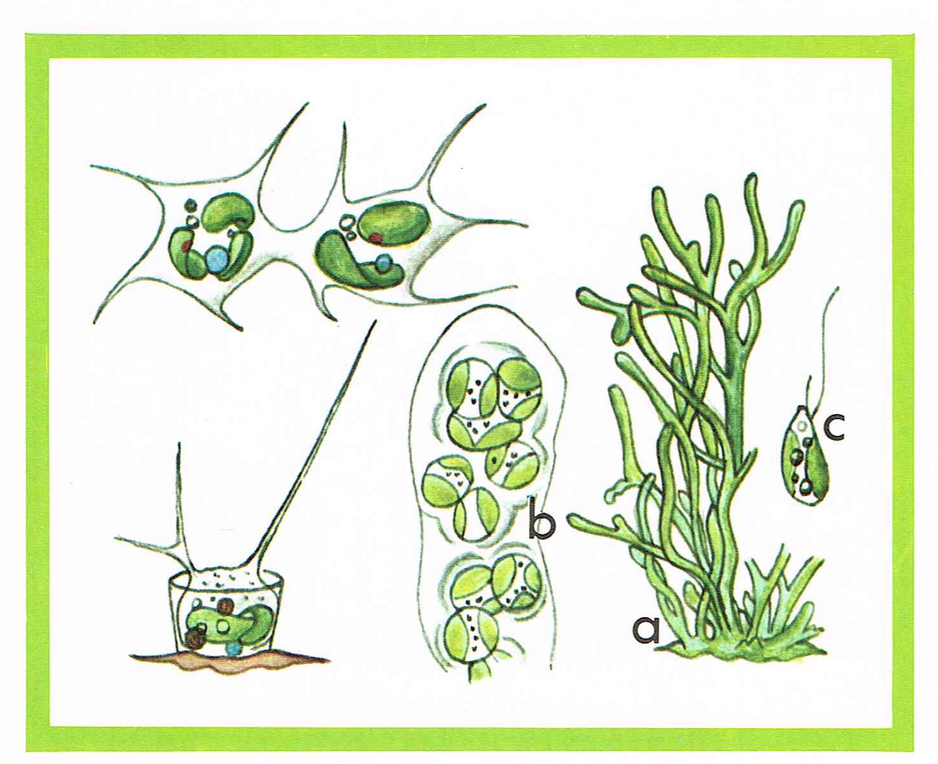
Les Mischococcales par leur forme et leur grande diversité structurale ressemblent beaucoup aux Chlorophycées-Chlorococcales, mais elles s'en distinguent aisément par leurs pigments et leur absence d'amidon.

Tribonématales (ou Hétérotrichales)

Cet ordre est constitué par les Xanthophycées filamenteuses. Les cellules toujours uninucléées à un ou plusieurs plastes pariétaux se multiplient par simple division transversale et par zoïdes à un ou deux flagelles inégaux. L'isogamie a été signalée, mais fort rarement. Nous trouverons dans cet ordre les *Tribonema* à filaments simples, unisériés et non ramifiés. Leurs membranes cellulaires sont formées par deux demi-cylindres emboîtés. Chaque demi-cylindre adhère par sa base, qui forme la cloison, au demi-cylindre de la cellule voisine. Ainsi



▲ *De haut en bas :* **Botryodiopsis arrhiza** *(× 760) avec une zoospore.* **Goniochloris pseudogigas** *(× 1 240).* **Meringosphaera mediterranea** *(× 940), d'après Schiller.*



▲ *De gauche à droite :* **Rhizochloris stigmata** *d'après Ettl (× 1 400). Au-dessous,* **Rhizolekane sessilis,** *d'après Pascher (× 1 300).* **Helmintogloea ramosa,** *d'après Pascher, espèce marine fixée. a. - Fraction du thalle. b. - Détail grossi du sommet d'une branche du thalle. c. - Une zoospore.*

la membrane peut se désarticuler en cylindre ouvert aux deux bouts et portant la cloison intercellulaire en son milieu. Ces articles, en coupe optique, ont la forme d'un H majuscule : d'où le nom de membrane en H qui leur est donné. Nous retrouverons ce caractère chez les Chlorophycées du genre *Microspora* et parfois chez *Ulothrix*. Les *Tribonema* sont des Algues d'eau douce, cependant une espèce vit dans les tissus des Éponges marines. Les *Heterococcus* fréquents dans les sols humides ont des filaments unisériés ou plurisériés rampants ou dressés. Les *Heteropedia,* beaucoup plus rares, forment des thalles plats et rampants de filaments rayonnant d'une partie centrale à cellules coalescentes en pseudoparenchyme.

Vaucheriales

Il s'agit de Xanthophycées siphonées dont le thalle est soit une vésicule globuleuse, soit un tube ramifié mais sans cloison. Le cytoplasme renferme de nombreux plastes discoïdaux pariétaux et de nombreux noyaux. *Botrydium* est une Algue terrestre vivant dans le sol humide. La partie visible est une vésicule globuleuse d'un vert bleuâtre, de 2 à 3 mm de diamètre, qui se termine par de nombreux filaments ramifiés et incolores qui sont enfoncés dans le sol (ce sont les rhizoïdes). Il n'y a de cloison ni dans la vésicule, ni dans les rhizoïdes. La partie aérienne se compose d'une couche de cytoplasme renfermant de nombreux noyaux et de nombreux plastes à pyrénoïdes; les rhizoïdes, eux, ont des noyaux mais pas de plaste. La multiplication se fait par aplanospores à un ou plusieurs noyaux qui se forment en général dans la partie souterraine après migration du cytoplasme de la vésicule. Les aplanospores germent directement en un nouveau thalle; parfois, cependant, les aplanospores plurinucléées donnent naissance à des zoospores végétatives. La reproduction sexuée se fait par isogamie ou anisogamie : la vésicule se transforme en un énorme gamétocyste donnant des gamètes biflagellés à un seul noyau et un ou deux plastes. Après la gamie, les gamètes qui n'ont pu copuler peuvent se développer directement en un nouveau thalle.

Les *Vaucheria* marines et surtout dulçaquicoles et terrestres ont des filaments cylindriques ramifiés, sans cloison, fixés par des rhizoïdes incolores. Leur cytoplasme renferme de nombreux plastes pariétaux discoïdaux avec ou sans pyrénoïdes et de nombreux noyaux. Les cloisons apparaîtront seulement lors de la reproduction végétative ou sexuée. La première se fait grâce à de grosses zoospores sphériques présentant de nombreux plastes et de nombreux noyaux. A chaque noyau correspond une paire de flagelles légèrement inégaux en taille mais dépourvus de mastigonèmes. La seconde est une oogamie. La plupart des espèces sont monoïques et les anthéridies mâles sont au voisinage des oogones. Une cloison sépare anthéridie et oogone du filament siphoné qui les porte. Les anthéridies ont des formes fort variables suivant les espèces : droites, contournées, ovoïdes ou fusiformes. Elles donnent un grand nombre de gamètes mâles à deux fouets inégaux : le fouet antérieur court pourvu de mastigonèmes, et le fouet postérieur plus long et lisse. L'oogone est sphérique de grande taille. Après la gamie, le zygote s'entoure d'une épaisse membrane. Il germera directement après méiose en un nouveau thalle siphoné. Le genre *Vaucheria* groupe une soixantaine d'espèces dont une dizaine sont marines ou d'eau saumâtre. Le genre *Phyllosiphon* renferme des Algues parasites des feuilles des plantes de la famille des Aracées. Les siphons ont des plastes vert-jaune et de nombreux noyaux. La multiplication se fait uniquement par aplanospores de petite taille à un seul noyau et un seul plaste. Les *Phyllosiphon* font des taches jaunâtres arrondies sur les feuilles de l'*Arisarum vulgare,* petite plante commune sur la Côte d'Azur.

Nous nous devons de signaler qu'en 1970-1972, Hibberd et Leedale ont étudié en microscopie électronique la cytologie des zoospores de quinze espèces de Xanthophycées. Ils ont montré que, chez un petit nombre de Mischococcales, la zoospore a une structure un peu particulière, ainsi elle ne possède qu'un seul flagelle, et le stigma est indépendant du plaste. Sur ces différences structurales, ils ont scindé en deux la classe des Xanthophycées en séparant les Xanthophycées véritables à stigma porté sur le plaste des *Eustigmatophycées* où le stigma est indépendant. La création de cette nouvelle classe fondée sur des différences mineures ne nous semble pas justifiée pour l'instant.

RHAPHIDOPHYCÉES

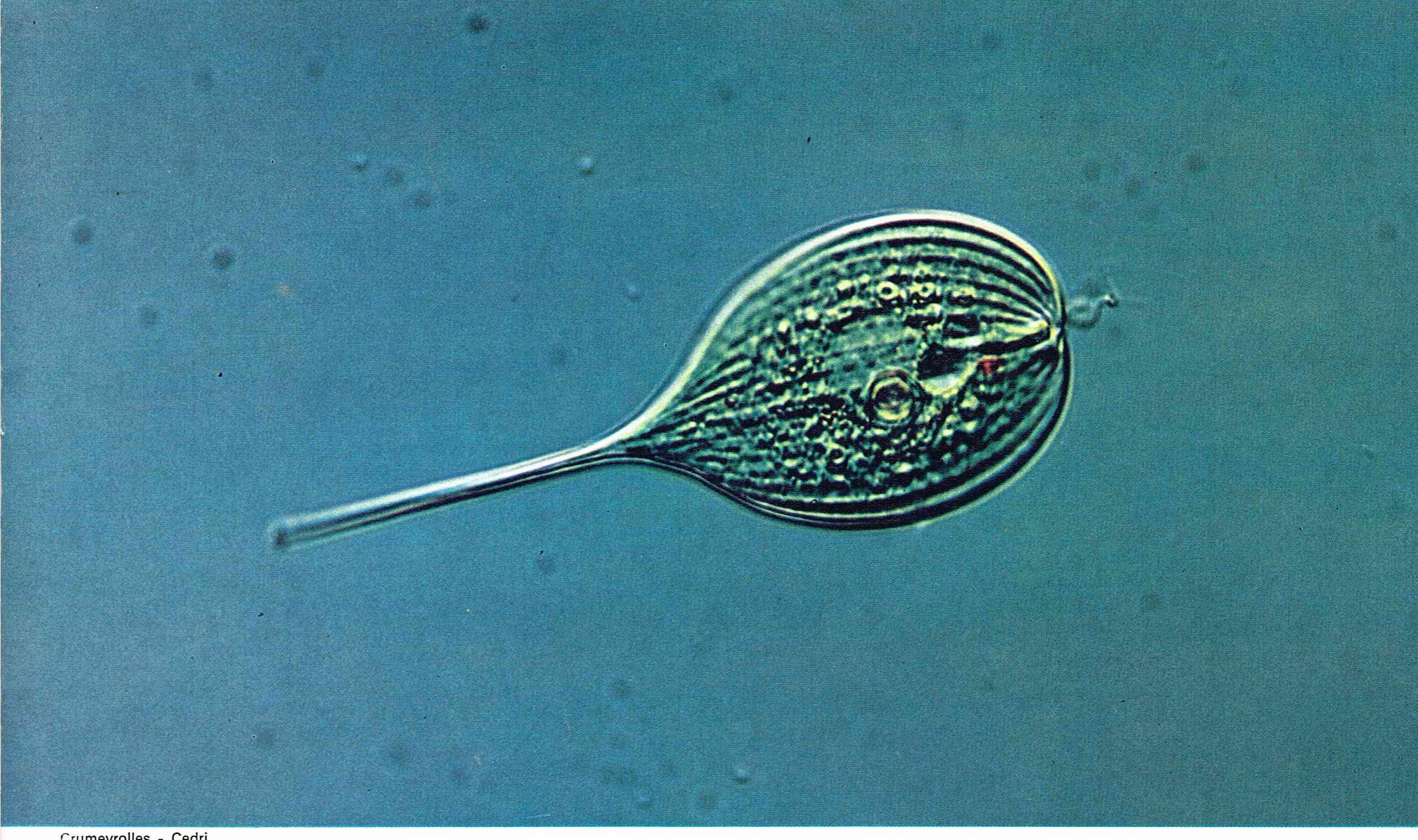
Cette classe, avec le seul ordre des *Vacuolariales,* renferme une douzaine de genres et une vingtaine d'espèces; c'est la classe la plus pauvre et la moins bien connue de l'embranchement des Chromophytes.

Il s'agit d'Algues unicellulaires libres, piriformes, un peu aplaties qui possèdent deux flagelles de taille inégale, l'antérieur avec des mastigonèmes, le postérieur étant lisse. La cellule présente un sillon longitudinal qui part de la dépression flagellaire où s'insèrent les fouets et où débouche une grosse vésicule contractile triangulaire. Les plastes discoïdaux sont pariétaux et d'une couleur vert jaunâtre. De très nombreux corps mucifères sont situés entre les plastes; ils sont éjectés très facilement, sous forme de fins filaments. Le noyau est de grande taille et surmonté d'un coussinet constitué par une couronne de dictyosomes (appareil de Golgi).

Les plastes à lamelles de trois thylacoïdes renferment uniquement de la chlorophylle a, du β carotène et trois xanthophylles comme chez les Xanthophycées. Les seules réserves connues sont des gouttelettes huileuses. La reproduction se fait par bipartition longitudinale. Comme on le voit, les Rhaphidophycées sont très voisines des Xanthophycées et ne s'en distinguent que par la grande taille du noyau, l'importance de l'appareil de Golgi, l'abondance des corps mucifères et le développement des vacuoles contractiles. Peut-être serait-il justifié d'en faire simplement une sous-classe des Xanthophycées.

Les genres *Vacuolaria* à corps mucifères sphériques et *Gonyostomum* (anciennement appelé *Rhaphidomonas*) vivent dans les mares acides des tourbières à sphaignes.

Le genre *Chattonella* (= *Hornellia*) habite les eaux saumâtres et marines : il se multiplie parfois en grande quantité et cause des « eaux rouges » sans doute toxiques pour les Poissons. Chez ce genre, on a observé une reproduction sexuée isogamique par fusion de gamètes ayant l'aspect de cellules végétatives. On peut ranger dans les Vacuolariales certains flagellés incolores à deux fouets inégaux, gros noyau, sillon longitudinal, corps mucifères et ensemble vacuolaire apical complexe, tels que *Colponema* et *Thaumatomastix.*



Crumeyrolles - Cedri

▲ **Phacus longicauda,** ***euglénien du phytoplancton d'eau douce.***

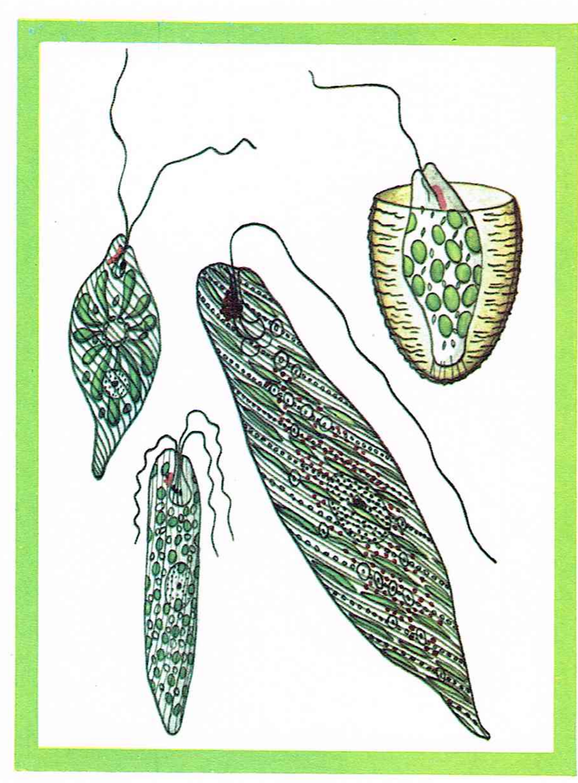
EUGLÉNOPHYTES

Cet embranchement ne comporte qu'une seule classe, celle des Euglénophycées. Libres, mobiles grâce à leurs flagelles, ces Algues sont plus rarement fixées en colonies arbusculaires. Elles croissent le plus souvent dans les eaux polluées riches en matières organiques; les formes incolores y sont nombreuses. Les formes à chlorophylle ont des plastes verts constitués de lamelles à trois thylacoïdes, plastes renfermant comme ceux des Chlorophytes de la chlorophylle a et de la chlorophylle b accompagnées de β carotène et de xanthophylles. Les réserves sont constituées par des grains de *paramylon,* polysaccharide très voisin de la *laminarine* et qui présente en lumière polarisée le phénomène de la croix noire tout comme l'amidon véritable; cependant ce paramylon ne donne pas de coloration bleue avec la solution iodo-iodurée de Lugol.

Certaines espèces d'*Euglena* ont une teinte rouge due à de l'hématochrome (astaxanthine) qui masque les chlorophylles vertes. Très souvent les plastes portent des pyrénoïdes recouverts par une ou deux calottes de paramylon. Les Euglénophycées ont deux flagelles, rarement plus. Ces flagelles sortent d'une profonde dépression apicale ou subapicale appelée *cytopharynx,* fosse vestibulaire ou réservoir. Ce cytopharynx s'ouvre vers l'extérieur par un pore qui se prolonge en un sillon longitudinal plus ou moins long. Les vésicules contractiles se déversent dans le cytopharynx. Dans de nombreux genres, un seul fouet sort du vestibule, le second étant réduit à un court filament accolé à la base du premier et donnant ainsi l'illusion d'un flagelle à base fourchue. Les deux flagelles toujours inégaux en taille et en diamètre sont cependant tous deux pleuronématés, avec de fins et longs mastigonèmes disposés en séries hélicoïdales. De nombreuses espèces possèdent un *stigma* rouge, indépendant des plastes et qui est accolé sur les flancs du réservoir; très souvent un petit globule réfringent incolore est accroché à un flagelle, dans le réservoir, faisant face au stigma; c'est le photocepteur. Stigma et photocepteur sont liés aux phototactisme des Euglénophycées. Chez de nombreuses Euglénophycées incolores de l'ordre des Péranématales, au voisinage du cytopharynx se trouvent des baguettes en forme de clou ou un tube conique : ce sont les *baguettes pharyngiennes* ou appareil *paravestibulaire* qui délimitent une zone de cytoplasme vésiculeux. Cet appareil semble en relation avec la capture et l'ingestion des proies chez ces espèces phagotrophes. Les cellules ont une cuticule mince ou épaisse présentant des stries hélicoïdales ou mieux des bandes séparées par des sillons. Ces bandes en nombre fixe, nombre variant suivant les espèces de cinq à cinquante-deux, sont soutenues par des fibres sous-cuticulaires. Lors de la division végétative longitudinale, chaque bande se partage en deux. La cuticule est plus ou moins rigide : souvent même elle est très souple et permet des déformations importantes de la cellule qui peut rapidement passer de la forme fuselée à la forme sphérique : cette plasticité prend le nom de *métabolie.* Les corps mucifères sont de petites inclusions sous-cuticulaires qui se colorent fort bien avec les colorants vitaux rouge neutre ou bleu de crésyle. Ils peuvent être éjectés et contribuent, semble-t-il, à la formation du mucus entourant les cellules à la phase immobile. La cellule, comme toute cellule végétale, renferme dans son cytoplasme des vacuoles, des mitochondries, des dictyosomes (appareil de Golgi), un noyau, etc. Ce noyau, bien visible, à nucléole très net, se divise par une mitose d'un type particulier avec persistance et division du nucléole, absence de fuseau et de centrosome. Le nombre des chromosomes, très longs, varie de quinze *(Menoidium)* à cent soixante-dix-sept *(Peranema).* La division végétative se fait à l'état flagellé ou, au contraire, en phase de repos dans une gaine muqueuse.

La reproduction sexuée isogamique à gamète flagellé ayant l'aspect d'une cellule normale n'est connue avec certitude que dans le genre *Scytomonas.*

Les Euglénophycées groupent quarante-cinq genres et près de mille espèces vivant surtout dans les eaux douces; un petit nombre d'espèces sont marines ou peuplent les eaux saumâtres. On peut reconnaître trois ordres dans la classe des Euglénophycées : les *Euglénales* groupent toutes les formes flagellées vertes et quelques-unes incolores à noyau axial à flagelles souples et toujours dépourvues d'appareil paravestibulaire; les *Péranématales* avec uniquement des formes incolores, à



▶ *De gauche à droite :* Eutreptia viridis *(× 600), espèce libre d'eau douce à deux flagelles et plastes en étoile avec pyrénoïde central entouré de grains de paramylon.* Euglenamorpha hegneri *(× 850), d'après Wenrich, espèce à trois flagelles.* Euglena sanguinea *(× 600), espèce dulçaquicole formant des fleurs d'eau rouges.* Klebsiella alligata, *d'après Pascher (× 950), espèce de la mer du Nord.*

▲ Trachelomonas hispida *(× 1 530).*

cellule presque toujours asymétrique et noyau latéral, à flagelle antérieur raide et appareil paravestibulaire (baguettes pharyngiennes) plus ou moins développé; les *Colaciales* à cellules vertes sans flagelle et portées par un arbuscule fixé à la base.

Euglénales

Parmi les Euglénales, nous trouverons des formes vertes à deux flagelles bien développés du genre *Eutreptia* qui vivent surtout dans les eaux marines. Les *Euglenamorpha* à trois flagelles vivent dans l'intestin des têtards de grenouilles américaines. Les *Euglena* sont abondants en eau douce mais se rencontrent en très petit nombre dans le milieu marin.

Ils possèdent un grand fouet et leur deuxième flagelle ne sort pas du cytopharynx. Ce genre est très riche en espèces (plus d'une centaine) et certaines font des fleurs d'eau vertes ou rouges *(Euglena sanguinea)*. En culture, *Euglena gracilis* peut perdre définitivement ses plastes sous l'action de la chaleur, des rayons X, des ultra-violets ou de la streptomycine et ressembler alors aux *Astasia*. Les *Phacus* sont des Euglènes aplaties à contour elliptique; ils sont nombreux dans les eaux douces (cent cinquante espèces). Les *Trachelomonas* ayant comme *Phacus* et *Euglena* un seul fouet visible sont entourés d'une coque brune, souvent ornée de pores ou d'épines et percée d'un pore d'où sort le flagelle locomoteur (près de trois cents espèces connues). Les formes incolores dépourvues de plaste et aussi le plus souvent de stigma sont nombreuses chez les Euglénales : citons les *Astasia* qui ressemblent à des euglènes très métaboliques et les *Menoidium* à cellules aplaties et recourbées en faucille, et toujours avec un seul flagelle visible. Chez *Distigma,* le deuxième fouet, très court, s'observe facilement. Le genre *Hegneria* possède six à sept fouets égaux; c'est une forme incolore qui vit dans le tube digestif des têtards de Batraciens du Brésil.

Péranématales

Dans ces Euglénophytes incolores, le fouet antérieur est toujours raide pendant la nage, relativement épais et vibrant seulement dans la région de son sommet; le second flagelle, s'il existe, est tourné vers l'arrière et ondule doucement. De plus, la base de ces fouets incluse dans le cytopharynx est épaissie. Ces organismes sont dépourvus de stigma et de plaste mais ont très souvent un appareil paravestibulaire.

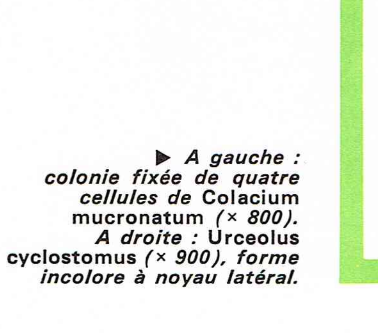
Nous signalerons les genres *Petalomonas* à cellule aplatie ornée de côtes et de sillon (une cinquantaine d'espèces dulçaquicoles) avec un seul fouet apparent et un appareil paravestibulaire visible seulement au microscope électronique, *Notosolenus* très aplati aussi et *Tropidoscyphus* à côtes hélicoïdales, tous deux présentant un deuxième flagelle court; *Peranema* et *Urceolus* sont très métaboliques et ont un appareil paravestibulaire bien net avec deux baguettes allongées surmontées d'une troisième en forme de croissant. *Peranema* a deux flagelles inégaux et *Urceolus* un seul visible sortant d'un cytopharynx élargi en entonnoir. Chez l'*Entosiphon,* à deux fouets lui aussi, l'antérieur assez court et le postérieur plus long, on observe un appareil parabasal en tube conique. La cuticule est ferme et côtelée tout comme chez *Anisonema,* à baguettes pharyngiennes très discrètes mais à flagelle postérieur puissant et recourbé en crosse.

Les *Scytomonas* (ou *Copromonas,* ainsi nommés car ils vivent dans les eaux très polluées) ressemblent à *Petalomonas,* mais ils ne possèdent qu'un seul flagelle, le second ayant disparu sans laisser de trace, même dans le vestibule. C'est, de tous les Euglénophytes connus, le seul qui soit vraiment uniflagellé. C'est également le seul chez qui l'on peut observer une reproduction sexuée isogamique.

Colaciales

Ce petit ordre comprend le seul genre *Colacium.* Il s'agit de petites euglènes vertes à stigma et à flagelles dont un seul est visible. Elles nagent puis se fixent par leur pôle vestibulaire sur un Animal du zooplancton, en général Crustacé d'eau douce, *Cyclops* ou daphnie. Elles perdent leur fouet, sécrètent un coussinet ou pédoncule gélatineux de fixation et se multiplient sur place par division longitudinale, formant ainsi de petits arbuscules dont les branches se terminent par une cellule verte. A ce stade, une cellule peut se détacher et reprendre la vie libre après avoir reformé un flagelle.

La physiologie et la biologie des Euglénophycées ont fait l'objet de nombreux travaux. Une centaine d'espèces incolores appartenant aux Euglénales ou aux Péranématales sont des parasites du zooplancton d'eau douce (parasite des œufs ou des larves de Copépodes le plus souvent). Les formes vertes sont photo-autotrophes comme toutes les Algues mais ont besoin de vitamines; les formes incolores, elles, sont hétérotrophes et un apport de matières organiques leur est indispensable. De ce fait, l'abondance des Euglénophycées dans une eau sera toujours l'indice d'une pollution par des matières organiques d'origine végétale ou animale.



▶ *A gauche : colonie fixée de quatre cellules de* Colacium mucronatum *(× 800). A droite :* Urceolus cyclostomus *(× 900), forme incolore à noyau latéral.*



J.-N. Reichel - « Réalités »

▲ *Bien que les quatre cinquièmes des Chlorophytes soient dulçaquicoles ou subaériennes, les Algues vertes sont fréquentes le long du littoral marin dans les flaques et sur les rochers.*

CHLOROPHYTES

Les Chlorophytes ou Algues vertes diffèrent beaucoup des groupes précédemment étudiés par les composants de leur appareil plastidial.

Elles contiennent de la chlorophylle a et de la chlorophylle b associées au β carotène ainsi que des xanthophylles (lutéine, violaxanthine, néoxanthine, zéoxanthine, astaxanthine) identiques à celles des plantes supérieures. Certaines Chlorophytes (ordres des Derbésiales et des Caulerpales) ont des xanthophylles spéciales : Siphonéine et Siphonoxanthine. Les biliprotéides sont toujours absents. Les réserves fondamentales des Chlorophytes sont formées par des grains d'amidon, colorables en bleu par la solution iodo-iodurée de Lugol, et élaborés au sein des plastes (amidon intraplastidial) et autour des pyrénoïdes.

Les cellules nageuses, zoospores et gamètes, possèdent en général deux ou quatre flagelles identiques en taille et en structure.

Les lamelles des plastes sont constituées par de nombreux thylacoïdes, formant souvent par place des empilements comparables aux grana des plantes supérieures.

En résumé, les trois caractères fondamentaux des Chlorophytes sont : la présence des chlorophylles a et b, d'amidon intraplastidial et l'absence de biliprotéides.

Les Chlorophytes groupent environ six cents genres et plus de huit mille espèces d'Algues vivant dans les mers et les eaux douces. Parmi ces espèces, les quatre cinquièmes environ sont dulçaquicoles ou subaériennes.

SYSTÉMATIQUE

On peut partager ce grand embranchement en trois classes : les *Prasinophycées* ayant des cellules nageuses à flagelles pourvus de mastigonèmes et sortant d'une dépression apicale ou cratère flagellaire ; les *Chlorophycées* à cellules nageuses à flagelles nus, sans cratère flagellaire mais possédant souvent une papille flagellaire ; les *Zygophycées* dépourvues de cellules nageuses flagellées et à conjugaison de gamètes amiboïdes (cystogamie). Les *Charophycées* à thalle à structure très complexe et gamètes mâles rappelant les spermatozoïdes ou anthérozoïdes des mousses seront placées dans un embranchement particulier : les Charophytes.

PRASINOPHYCÉES

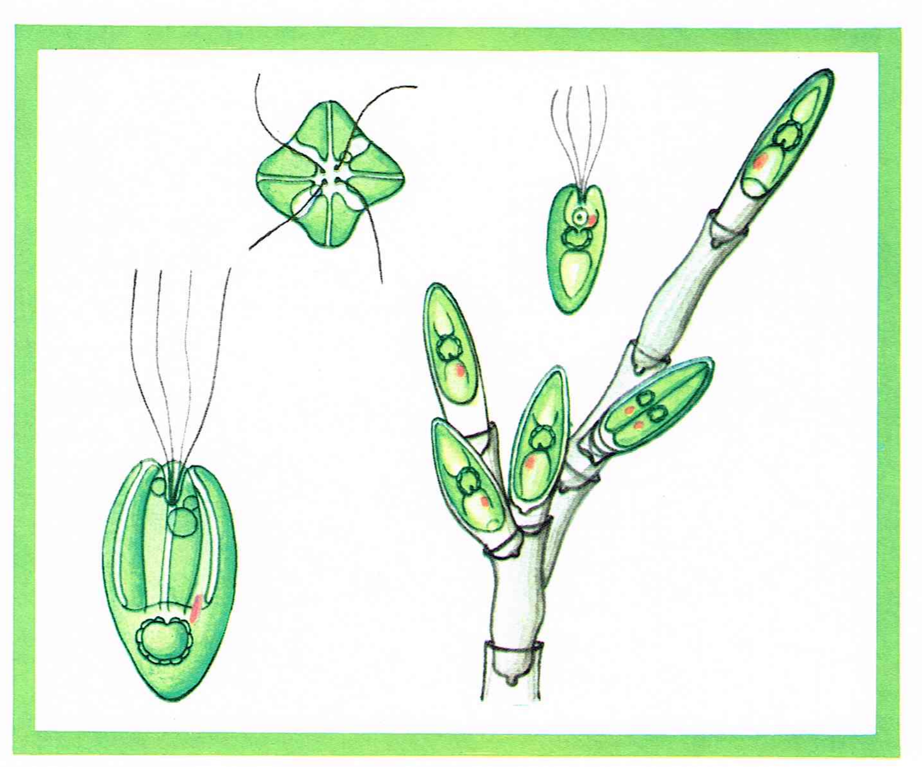
Cette classe d'Algues vertes a des cellules nageuses végétatives ou des zoospores dont les flagelles, à mastigonèmes fins et courts, sortent d'une dépression apicale, puits ou cratère flagellaire. De plus, très souvent, les flagelles et les cellules sont recouverts de minuscules écailles organiques structurées, visibles seulement en microscopie électronique. La multiplication se fait par division longitudinale ; la sexualité est inconnue.

Les Prasinophycées sont sans doute les plus anciennes des Chlorophytes : le cratère flagellaire, les écailles organiques, la présence de mastigonèmes sont des caractères primitifs qui permettent un rapprochement avec les Chrysophytes. Cette classe, avec une vingtaine de genres et moins de cent espèces, renferme des formes marines et dulçaquicoles, presque toujours unicellulaires et mobiles. On peut y distinguer quatre ordres : les *Pyramimonadales* pour les formes libres unicellulaires à deux ou quatre flagelles égaux ; les *Pédinomonadales* pour les formes unicellulaires à un seul flagelle ou deux flagelles inégaux ; les *Halosphærales* pour les formes coccoïdes, unicellulaires, immobiles à zoospores à quatre flagelles égaux ; les *Prasinocladales* pour les formes immobiles, arbusculaires à zoospores à quatre flagelles égaux.

Pyramimonadales

Cet ordre renferme des espèces flagellées, solitaires, surtout abondantes dans les mares salées supralittorales et les eaux saumâtres. Les fouets, égaux le plus souvent, sont recouverts de fines écailles et garnis de poils courts.

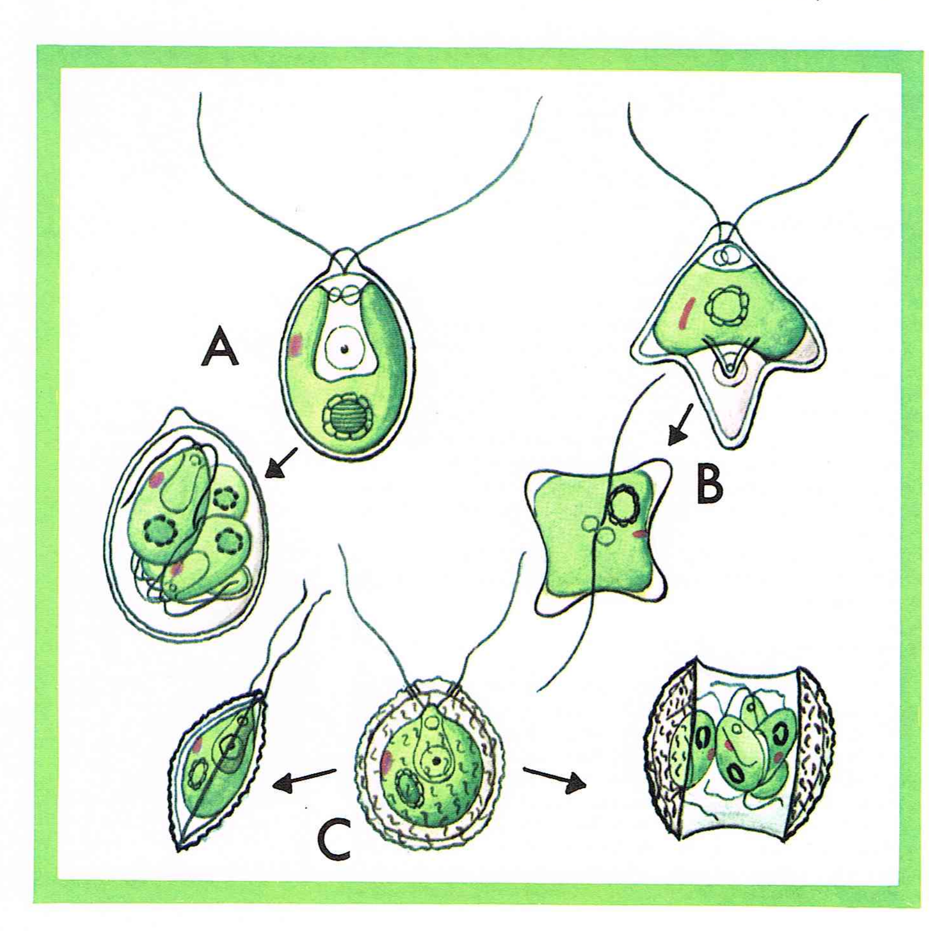
Le genre *Pyramimonas* a des cellules en forme de pyramide carrée renversée dont la base présente une profonde invagination, le cratère flagellaire, d'où sortent quatre



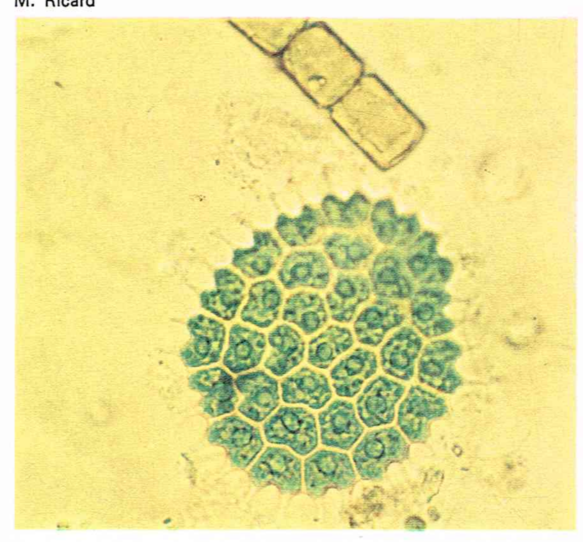
▲ *Ci-dessus :* Pyramimonas tetrarhynchus *(× 1 070) et* Chlorodendron subsalsus *(× 1 560).*

▶ Pediastrum boryanum ; *au dessus, une Diatomée centrique,* Melosira varians.

▼ *De gauche à droite : A. -* Chlamydomonas debaryana *(× 1 300). B. -* Brachiomonas submarina *(× 1 300). C. -* Phacotus lenticularis *(× 1 250).*



M. Ricard



Claude Rives - Marina Cedri

flagelles égaux. Le plaste vert a la forme d'une coupe dont le fond porte le plus souvent un gros pyrénoïde ; les bords du plaste sont découpés en quatre lobes. Stigma, vacuoles contractiles sont présents, suivant les espèces. La membrane est très mince, non individualisée, et la multiplication se fait par division longitudinale à l'état mobile.

Les *Tetraselmis* (ou *Platymonas*) à quatre flagelles ont une membrane bien définie ; lors de la division, les deux ou quatre cellules filles formées restent enfermées dans la membrane maternelle dilatée, puis sont libérées par rupture ou gélification de cette dernière. Une espèce de *Tetraselmis* est symbiotique dans les tissus de *Convoluta roscoffensis,* ver Turbellarié. Les *Prasinochlamydomonas* ont une fossette flagellaire d'où sortent deux flagelles.

Pédinomonadales

Les cellules, de très petite taille (moins de 10 μ en général), sont libres et mobiles grâce à un seul flagelle ou à deux flagelles inégaux. Les cellules sont nues, à membrane très mince, à division longitudinale. *Pedinomonas,* genre marin et dulçaquicole, a des cellules discoïdales aplaties qui se meuvent grâce à un seul flagelle à poils courts mais sans écailles. Le plaste en urne possède stigma et pyrénoïde. *Nephroselmis* (ou *Heteromastix*) présente deux fouets, un court dirigé vers l'avant, un long traînant vers l'arrière ; ils sont toujours revêtus de poils et d'écailles. Le plaste possède un pyrénoïde à deux coques d'amidon.

Monomastix a un seul flagelle mais dépourvu de mastigonèmes ; il montre deux plastes avec pyrénoïde et présente à l'arrière un stigma et trois ou quatre gros corps mucifères ; la cellule est tapissée de fines écailles. Tous ces organismes, dont le cratère flagellaire est très réduit, vivent dans le nannoplacton des eaux douces ou marines.

Halosphærales

Ce sont des formes coccoïdes, solitaires, immobiles à membrane ferme, qui se multiplient par des zoospores végétatives de type *Pyramimonas* à cratères flagellaires d'où sortent quatre flagelles velus recouverts d'écailles organiques. Le genre marin *Halosphaera* forme à l'état végétatif de petites sphères vertes immobiles de 800 μ de diamètre avec de nombreux plastes à pyrénoïde. Les zoospores, à un ou deux pyrénoïdes suivant l'espèce, ont une structure et une cytologie identiques à celles des *Pyramimonas.* Les *Pachysphaera* à membrane épaisse et ponctuée, les *Pterosperma* à crêtes plus ou moins saillantes, sont comme *Halosphaera* des éléments du plancton marin.

Prasinocladales

Les genres *Prasinocladus* et *Chlorodendron* s'observent fréquemment sous forme de petits arbuscules fixés sur les parois des aquariums marins.

Les branches de cet organisme se terminent par des cellules ellipsoïdales avec un plaste vert et un pyrénoïde. Ces cellules peuvent se transformer en zoospores végétatives quadriflagellées ressemblant à *Pyramimonas.*

CHLOROPHYCÉES

Cette classe est la plus importante des classes de Chlorophytes, tant par le nombre des genres et des espèces que par sa diversité structurale. Nous y trouverons des formes microscopiques unicellulaires et aussi des Algues vertes marines de grande taille à structure plus élaborée. Leurs zoospores et leurs gamètes sont toujours à deux ou quatre flagelles lisses sans mastigonèmes. Ces cellules nageuses n'ont pas de cratère flagellaire, ni de revêtement d'écailles organiques. Deux ordres de Chlorophycées, Derbésiales et Œdogoniales, ont des gamètes et zoospores avec une couronne de flagelles lisses (disposition stéphanocontée). La reproduction est asexuée ou sexuée (avec isogamie, anisogamie ou oogamie), et le cycle est digénétique ou monogénétique haploïde ou diploïde.

Les Chlorophycées sont dulçaquicoles ou marines. Certaines vivent sur la terre humide, les écorces ou les feuilles d'arbres (Trentépohliales en particulier). D'autres croissent sur les glaciers et les névés et forment des neiges vertes ou orangées *(Chlamydomonas, Scotiella)*. D'autres encore prospèrent dans les tissus des animaux (*Zoochlorelles* des Ciliés, des Éponges et des Hydres d'eau douce). Enfin des Chlorococcales, des genres *Chlorococcum* et *Trebouxia*, et des Trentépohliales participent comme gonidies en association avec des Champignons pour former des Lichens.

Les Trentépohliales du genre *Cephaleuros* sont des parasites dangereux des feuilles de plantes cultivées des régions chaudes : thé et café. Les Chlorophycées sont aussi un élément important du plancton estival des eaux douces et sont surtout abondantes dans les eaux eutrophes.

Les espèces marines (Ulvales, Cladophorales) sont nombreuses dans les niveaux supérieurs des rivages, mais certaines, Codiales, Caulerpales, se retrouvent en eau profonde.

Les formes dulçaquicoles sont le plus souvent cosmopolites, cependant les Trentépohliales subaériennes sont plus abondantes dans les zones tropicales et subtropicales. Les Chlorophycées marines, Codiales, Ulvales, Cladophorales, ont aussi une large répartition tandis que les Acrosiphonales se localisent dans les mers froides, et les Dasycladales, Caulerpales et Siphonocladales abondent dans les régions chaudes de l'Atlantique, du Pacifique et de la Méditerranée.

SYSTÉMATIQUE

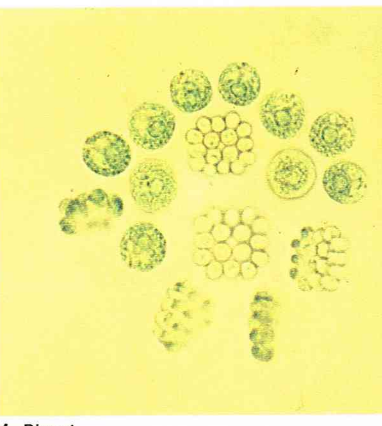
La morphologie du thalle permet de diviser la classe des Chlorophycées en quatre sous-classes : les *Chlorophycidées* pour les formes unicellulaires ou coloniales non filamenteuses ; les *Ulothricophycidées* pour les formes filamenteuses ou à thalles en tubes ou en lames à cellules à un seul noyau et à zoospores ou gamètes à deux ou quatre flagelles égaux ; les *Œdogoniophycidées* pour les formes filamenteuses à cellules uninucléées et à zoospores et gamètes stéphanocontés (à couronne de flagelles égaux et lisses) ; les *Bryopsidophycidées* à thalle souvent complexe en filaments, en lame, en vésicule à articles ayant de nombreux noyaux ou à siphon plurinucléé sans cloison.

● *Chlorophycidées*

Dans cette sous-classe d'organismes unicellulaires ou coloniaux, nous pouvons distinguer trois ordres : les *Volvocales,* formes flagellées libres à deux ou quatre flagelles ; les *Tétrasporales,* formes immobiles au stade végétatif, souvent en colonies gélatineuses, à cellules conservant des vésicules contractiles et ayant des zoospores à deux ou quatre flagelles ; les *Chlorococcales,* formes immobiles, solitaires ou coloniales, à membrane cellulosique bien définie, mais ne possédant pas de vésicules contractiles.

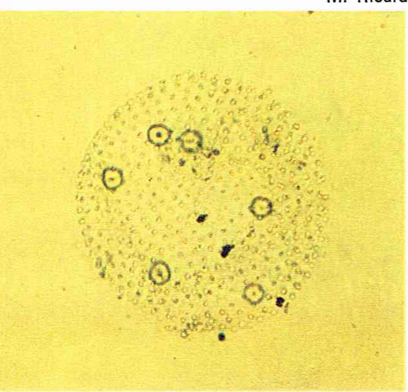
▲ **Ulva,** ***communément appelé laitue de mer (Manche).***

▼ **Gonium pectorale,** ***colonie dont six cellules ont formé des colonies filles.***

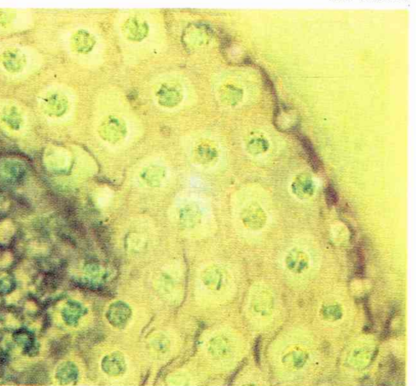


M. Ricard

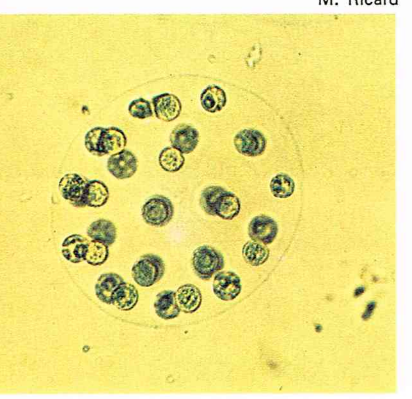
M. Ricard



M. Ricard



M. Ricard



▲ ***De haut en bas :***
Volvox tertius.
Détail de la même Algue après coloration au bleu de méthylène.
Eudorina elegans.

Page ci-contre :
▶ **Enteromorpha :**
Algue verte marine.

Volvocales

Le genre *Chlamydomonas*, avec plus de cinq cents espèces surtout dulçaquicoles, est un bon exemple à choisir pour l'étude de cet ordre. Les cellules de petite taille sont à contour elliptique, à section circulaire. La membrane bien distincte enveloppe la cellule et s'épaissit à l'apex en une petite papille saillante. De chaque côté de cette papille sortent deux flagelles lisses qui présentent à leur base deux vésicules contractiles. Le plaste, chez de nombreuses espèces, est en forme d'urne dont la partie basale épaissie présente un gros pyrénoïde, tandis que le bord supérieur porte un stigma rouge. Le noyau est médian.

La multiplication végétative se fait par division dans la membrane maternelle élargie ; ainsi se forment deux ou quatre cellules filles identiques à la cellule mère. La membrane se fend ou se gélifie et laisse s'échapper ces cellules filles mobiles.

La reproduction sexuée est isogamique ou anisogamique. Les cellules se transforment en gamétocystes donnant des gamètes semblables aux cellules végétatives, mais de plus petite taille. Après conjugaison des gamètes, l'œuf d'abord mobile à quatre flagelles (les deux flagelles de chaque gamète) s'arrondit, épaissit sa membrane et perd ses flagelles. Après une période de repos, l'œuf germe, subit la méiose et redonne quatre à huit cellules végétatives haploïdes. Certains *Chlamydomonas* sont oogames. Parfois les *Chlamydomonas* perdent leurs flagelles, s'entourent d'une gelée amorphe ou zonée, prennent l'état palmelloïde et se multiplient, faisant ainsi des masses gélatineuses renfermant un grand nombre de cellules qui reprendront la vie libre, mobile, solitaire, lorsque les conditions du milieu seront favorables.

La forme du plaste est fort variée suivant les espèces ; à côté des *Chlamydomonas* à plaste en urne et à pyrénoïde, nous trouverons d'autres espèces sans pyrénoïde *(Chloromonas)* ou à pyrénoïde latéral, ou à nombreux pyrénoïdes. Parfois le pyrénoïde est médian et placé sur une lame équatoriale (plaste en H), d'autres fois cet organite est central et le plaste découpé en rayons (plaste étoilé) ; enfin il n'est pas rare que le plaste se divise en disques pariétaux. Les *Chlorogonium* sont des *Chlamydomonas* à cellules fusiformes, tandis que les *Carteria* à cellules ellipsoïdales possèdent quatre flagelles égaux.

Les *Polytoma* sont des *Chlamydomonas* ayant perdu leur plaste et leur couleur verte ; ils mènent une vie hétérotrophe, mais ils possèdent bien souvent un stigma et accumulent dans leur cytoplasme de nombreux grains d'amidon.

Les *Dunaliella*, qui, souvent, abondent dans les eaux des marais salants et les colorent en rouge, ressemblent aux *Chlamydomonas* par leur plaste et leurs deux flagelles. Cependant ils ne possèdent qu'une membrane fort mince et se multiplient par bipartition longitudinale. Ils produisent de l'amidon et surtout du carotène qui leur donne une teinte rouge-orangé.

Les *Vitreochlamys* (ou *Sphaerellopsis*) ont la cytologie des *Chlamydomonas*, mais leur membrane est très ample, et le cytoplasme ne la remplit pas entièrement. La même structure se retrouve chez les *Haematococcus* qui colorent en rouge, grâce à leur carotène, les eaux pluviales des gouttières ou des bassins. Le cytoplasme est relié à la membrane par de fins prolongements. Citons aussi *Brachiomonas* des cuvettes marines supralittorales qu'il teinte souvent en vert : il a des cellules en forme de pyramide carrée, dont le sommet porte deux flagelles tandis que la base se prolonge par quatre cornes et une queue médiane.

Phacotus, abondant dans le plancton des lacs, est un *Chlamydomonas* à membrane bivalve, épaissie et calcifiée. *Pteromonas* (genre dulçaquicole de quarante espèces) a aussi une membrane bivalve, biconvexe en vue de profil, mais hyaline sans incrustation calcaire.

A côté de ces Volvocales unicellulaires se trouvent, toujours en eau douce, toute une série de formes coloniales où chaque cellule de la colonie pourra par reproduction asexuée redonner une colonie fille. Le genre *Gonium* se présente en colonies carrées et plates de quatre à trente-deux cellules. Ces cellules ressemblent à des *Chlamydomonas* dont les deux flagelles sont tous orientés dans le même sens. Une gelée assure la cohésion de la colonie. A côté de la reproduction asexuée, on observe une reproduction sexuée. Chez *Gonium pectorale*, chaque cellule de la colonie donne un gamète biflagellé nu. Il y a isogamie et il est impossible de reconnaître les gamètes mâles des gamètes femelles, cependant les gamètes copulants proviennent de deux colonies différentes (colonie + et colonie —) : il y a donc *hétérothallie*. Il se forme, après conjugaison, des œufs mobiles à quatre flagelles (planozygote). Après perte des fouets et méiose, le zygote produit une petite colonie flagellée à quatre cellules. Chaque cellule de cette colonie donnera naissance à une colonie végétative à seize cellules : sur quatre colonies ainsi formées, deux seront des colonies + et deux des colonies — ; chez d'autres espèces du même genre, il y a *homothallie*, les gamètes + et — provenant de la même colonie. Le genre *Pandorina*, très commun, comme le genre précédent, dans les eaux douces du monde entier, a des colonies globuleuses, de seize cellules serrées les unes contre les autres comme dans un fruit de mûre (d'où le nom de *Pandorina morum*). *Eudorina* a des colonies ellipsoïdales de trente-deux à soixante-quatre cellules disposées en couronnes parallèles non contiguës. Les cellules sont identiques, mais celles de la partie apicale antérieure possèdent un gros stigma, tandis que celles du pôle postérieur ont un stigma minuscule. Dans ce genre, les gamètes mâles sont fusiformes, et les gamètes femelles, biflagellés eux aussi, ne sont pas libérés ; il y a donc une anisogamie extrême qui est presque une oogamie.

Chez *Volvox*, les colonies sphériques sont de grande taille (0,5 mm à 1,5 mm de diamètre) et possèdent un nombre énorme de cellules biflagellées (cinq cents à plusieurs milliers) situées en une couche périphérique. Souvent ces cellules sont reliées les unes aux autres par de fins prolongements cytoplasmiques. Lors de la division végétative, certaines cellules grossissent et deviennent des gonidies qui subissent un grand nombre de divisions pour former une sorte de sphère creuse présentant un gros pore tourné vers l'extérieur. Dans cette très jeune colonie, les pôles flagellaires sont tournés vers le centre ; puis la colonie subit une inversion et se retourne comme un doigt de gant ; les pôles flagellaires prennent alors leur position normale, tournée vers l'extérieur. Les colonies filles sont libérées par dissociation de la colonie mère.

La reproduction sexuée est une oogamie hétéro- ou homothallique. Les gamètes mâles sont fusiformes et de petite taille. Le zygote, de couleur orangée, a une membrane épaisse, parfois échinulée ou réticulée. Après méiose, le zygote donne une zoospore biflagellée, qui redonne par divisions successives une colonie fille après inversion. Chez les *Volvox* dioïques, les milieux de cultures de colonies mâles contiennent une substance active qui est indispensable pour induire la formation des oogones dans les cultures de colonies femelles.

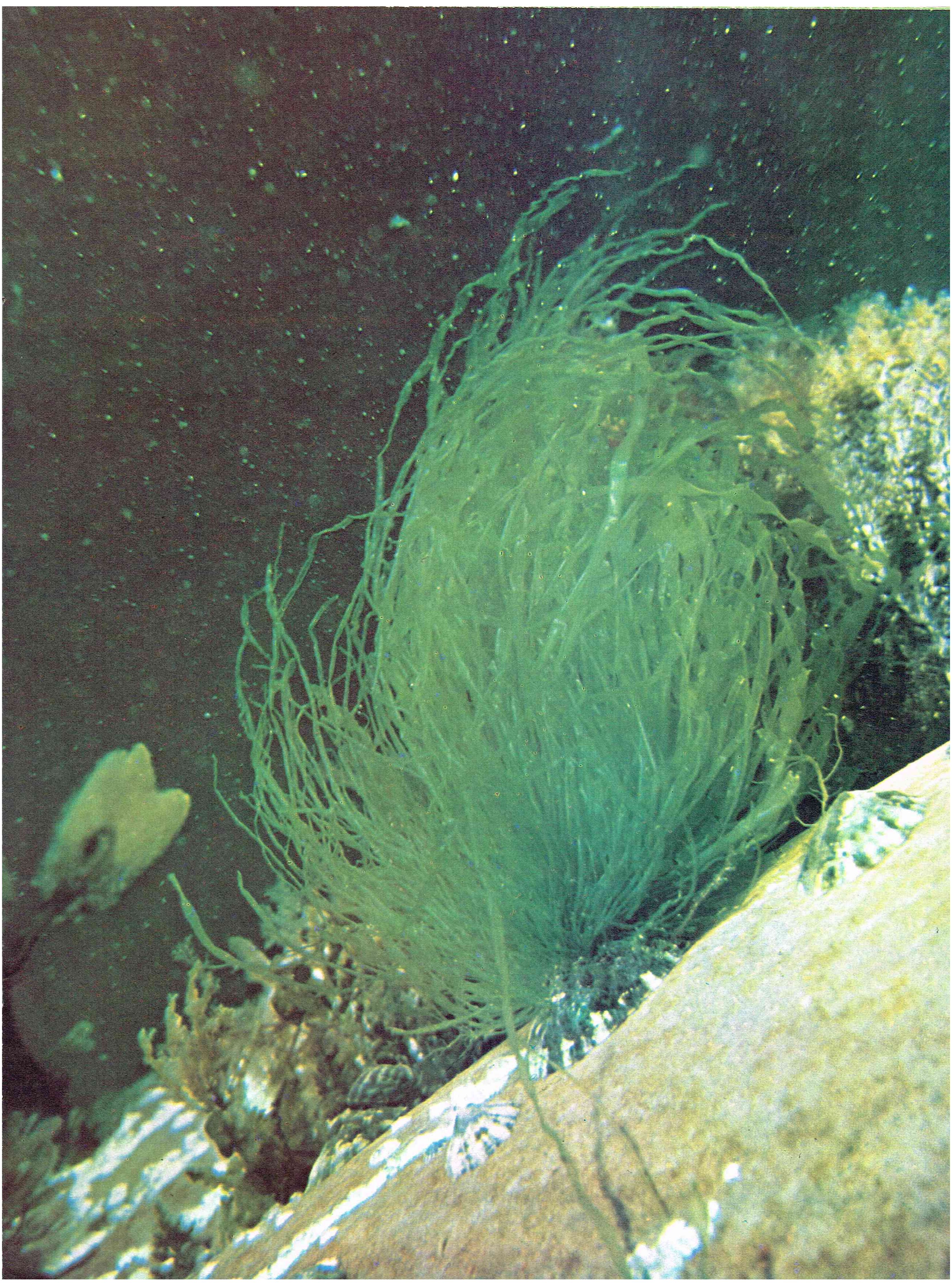
Dans le genre *Uva* (ou *Chlamydobotrys*), les cellules piriformes biflagellées, au nombre de huit ou seize, sont groupées en grappe ou mieux en régime de bananes, les apex tournés tous dans le même sens ; les cellules ont un plaste en urne dépourvu de pyrénoïde. La reproduction sexuée est isogamique homothallique.

Tétrasporales

Le genre *Tetraspora* forme des colonies immobiles, libres ou fixées, de grande taille (souvent plus de 10 cm), très gélatineuses, sans forme bien définie, en vésicules lobées ou en sacs allongés, d'un beau vert pâle ; elles sont abondantes dans les eaux douces froides et bien oxygénées. Le microscope permet de reconnaître des cellules arrondies, groupées par quatre. Chaque cellule a un plaste en urne avec un gros pyrénoïde et à l'apex deux vésicules contractiles et deux longs filaments immobiles ressemblant à des fouets : les *pseudo-flagelles*. Le microscope électronique montre que ces pseudo-flagelles possèdent bien les neuf paires de tubules périphériques des flagelles mais que la paire centrale y fait défaut. La multiplication est obtenue par division végétative à l'état immobile et aussi par zoospores biflagellées. La reproduction sexuée liée à la température de l'eau est une isogamie.

Chez *Schizochlamys*, les cellules immobiles, groupées en paquets microscopiques, possèdent jusqu'à seize pseudo-flagelles et les zoospores végétatives sont quadriflagellées. Dans le genre *Pseudosphaerocystis* (ou *Gemellicystis*) qui vit dans le plancton des lacs, les colonies sont de petite taille, gélatineuses, flottantes sans flagelles ni

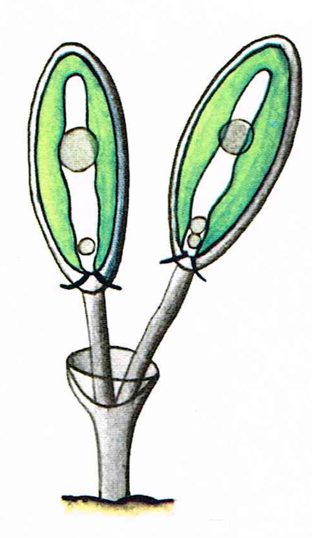
Claude Rives - Marina Cedri

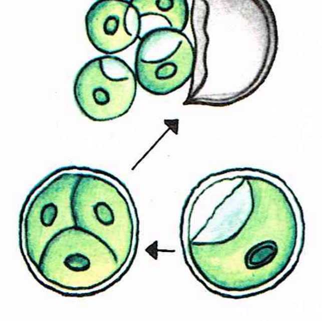


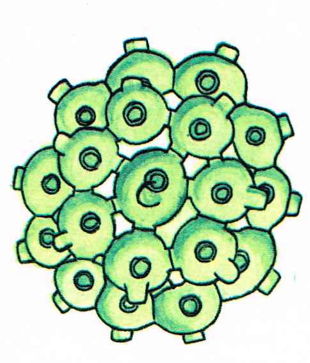
pseudo-flagelles mais avec des cellules toujours pourvues de vacuoles contractiles; les zoospores végétatives sont biflagellées.

Dans la famille des *Chlorangiellacées*, nous trouverons des genres unicellulaires, fixés par un pédoncule gélatineux. Les cellules piriformes à plaste en urne possèdent toujours des vésicules contractiles et ont des zoospores végétatives du type *Chlamydomonas; Chlorangiella*, qui vit fixé sur les petits animaux du plancton des eaux douces, est un bon exemple de cette famille.

Comme on le voit, les Tétrasporales sont très voisines des Volvocales, et il est souvent difficile de distinguer un *Chlamydomonas* (Volvocales) à l'état palmelloïde immobile de certaines Tétrasporales.







▲ ***De haut en bas :*** **Chlorangellia pygmaea** ***(× 1 740),*** **Chlorella vulgaris** ***(× 2 050),*** **Coelastrum cambricum** ***(× 900). Ces trois espèces sont dulçaquicoles.***

Chlorococcales

Cet ordre regroupe presque uniquement des formes dulçaquicoles réparties en près de deux cents genres avec un millier d'espèces. Ce sont des Algues unicellulaires solitaires ou coloniales immobiles à membrane cellulosique bien définie. Leur multiplication se fait par spores : spores immobiles ressemblant à la cellule maternelle ou autospores, ou spores mobiles à deux ou quatre flagelles égaux et lisses (zoospores). La reproduction sexuée, connue chez quelques espèces seulement, est le plus souvent isogamique, plus rarement oogamique. Parmi les Chlorococcales à autospores, citons les *Chlorella*, minuscules cellules solitaires, sphériques, de 8 à 10 μ de diamètre, avec un plaste en urne et un pyrénoïde, et les *Monoraphidium* en forme de petites aiguilles vertes, droites ou recourbées. Les *Kirchneriella*, en croissant, les *Oocystis*, ovoïdes comme l'indique leur nom, sont aussi des formes autosporées, mais coloniales. Chez les *Scenedesmus* (deux cents espèces d'eau douce), les colonies (ou cénobes) sont formées de deux, quatre ou huit cellules disposées côte à côte en ruban court. La première et la dernière cellule de la chaîne portent souvent des épines cellulosiques. Chaque cellule de la colonie peut donner une colonie fille de quatre ou huit cellules par autosporulation. Les *Quadrigula* et les *Ankistrodesmus* ont des cellules fusiformes groupées en faisceau comme une botte d'asperges. Chez les *Crucigenia*, les colonies sont plates, formées de quatre cellules disposées en croix, tandis que les cénobes de *Coelastrum* sont constitués par huit, seize, trente-deux cellules sphériques groupées en sphère creuse. *Botryococcus* est une Algue planctonique des eaux douces ou saumâtres du monde entier. Les colonies à cellules, en grains de raisin réunis par des gaines gélatineuses, atteignent une taille visible à l'œil nu (1/2 mm). Elles sont parfois si abondantes qu'elles forment des fleurs d'eau de couleur verte ou rouge (cette coloration est donnée par une huile chargée de carotène).

La multiplication se produit uniquement par autospores. Dans tous ces genres, le seul mode de reproduction connu est l'autosporulation. Toute une série de *Chlorococcales* se multiplient par zoospores végétatives biflagellées : ainsi les *Chlorococcum* à cellule sphérique isolée et plaste en coupe avec pyrénoïde ou les *Trebouxia* à plaste central à courts lobes radiaux. Ces deux genres d'Algues subaériennes (où une reproduction isogamique est connue) participent avec des Champignons à la formation de Lichens; les *Characium* sont fusiformes ou recourbés et fixés par leur base étirée en pédoncule : ils sont épiphytes sur les Algues et se multiplient par zoospores à deux flagelles. Les *Tetraedron*, libres solitaires (une quarantaine d'espèces dulçaquicoles), sont en forme de coussinets triangulaires, tétraédriques ou polyédriques; ils se propagent par autospores et plus rarement par zoospores biflagellées.

Les *Sphaerocystis* sont des Algues du plancton des lacs. Les colonies sphériques, gélatineuses, de petite taille sont immobiles et groupent dans la région centrale huit, seize, trente-deux cellules arrondies à pyrénoïde. Leur multiplication se fait elle aussi par autospores et zoospores. Chez *Palmella*, les colonies n'ont pas de contour bien défini et forment des masses gélatineuses de grande taille (grosseur d'une noix) fixées sur les plantes aquatiques ou les rochers au bord des étangs. La multiplication est une bipartition cellulaire, mais on peut aussi observer la formation de zoospores végétatives biflagellées et une reproduction sexuée isogamique.

Eremosphaera, à cellule sphérique solitaire de grande taille (200 μ), vit dans les eaux acides; il possède un seul noyau et de nombreux plastes pariétaux polygonaux à pyrénoïde. La multiplication courante est l'autosporulation mais, en culture, on a mis en évidence une oogamie avec de petits gamètes mâles biflagellés, incolores, sans plaste ni stigma; le gamète femelle a l'aspect d'une cellule végétative normale. L'oogamie est connue aussi chez les *Chodatella* à cellules solitaires elliptiques ornées d'un petit nombre de soies épineuses et chez les *Golenkinia* à cellules rondes et soies très allongées. Signalons que, chez *Golenkinia*, les flagelles, cependant très épais, du gamète mâle ont bien les neuf paires de tubules périphériques mais une seule tubule centrale au lieu de deux. Dans la même famille, les *Micractinium*, espèces coloniales à soies rayonnantes, peuvent aussi se multiplier par autospores et par oogamie.

Les *Dictyosphaerium* forment des colonies planctoniques de petite taille où les cellules enrobées dans une gelée sont réunies par les fragments des membranes maternelles des cellules ayant donné des autospores. Là encore, l'oogamie a été observée. Le genre dulçaquicole *Hydrodictyon* se présente sous la forme d'un sac cylindrique atteignant 20 cm de longueur ou davantage. Ce sac est un assemblage de cellules cylindriques groupées trois par trois en un réseau hexagonal. Chaque cellule, d'abord à plaste pariétal à un pyrénoïde, s'allonge et multiplie le nombre de ses noyaux et de ses pyrénoïdes, et possède alors à l'état adulte un plaste en réseau irrégulier. La multiplication végétative se fait par zoospores biflagellées qui, dans la membrane maternelle, reforment une petite colonie réticulée. De la même façon, les cellules donnent des isogamètes biflagellés qui sont libérés et fusionnent deux par deux en zygotes sphériques. Le zygote subit la méiose et produit quatre zoospores qui perdent leurs flagelles et se transforment en une cellule polyédrique. C'est ce polyèdre qui redonnera de très nombreuses zoospores biflagellées qui se grouperont en une nouvelle colonie réticulée.

Les *Pediastrum* du plancton des lacs et des étangs ont des colonies circulaires en disque plat de quatre à soixante-quatre cellules disposées très régulièrement en une seule couche. Les cellules périphériques ont un, deux, trois ou quatre cornes tandis que les autres sont polygonales. Chaque cellule produit quatre, huit, seize... soixante-quatre zoospores végétatives biflagellées qui, en nageant, se groupent en une nouvelle colonie plate puis perdent leurs flagelles. La reproduction sexuée est identique à celle d'*Hydrodictyon*, mais le zygote, après la méiose, donne un grand nombre de zoospores (et non quatre) qui se transforment en polyèdre.

Toutes ces Chlorococcales sont des éléments importants du plancton et du benthos dulçaquicoles et constituent, surtout pendant la période estivale, la nourriture principale du zooplancton.

Les *Chlorella* et les *Scenedesmus* se cultivent aisément en milieu naturel ou enrichi (par du gaz carbonique et des sels minéraux) : ces Algues produisent en grande quantité des protéines, des graisses et des vitamines dont manque actuellement une partie de l'humanité. Aussi, depuis quelques années, dans divers pays ont été créées des usines pilotes, et déjà ces Chlorococcales sont utilisées soit pour l'alimentation humaine, soit pour celle des Animaux domestiques.

● Ulothricophycidées

Dans cette sous-classe, nous étudierons des Algues pluricellulaires, filamenteuses, simples ou ramifiées, en thalles tubulaires ou foliacés. Les cellules y sont toujours uninucléées, elles renferment des plastes simples, pariétaux, souvent avec pyrénoïdes, et des zoospores et des gamètes à deux ou quatre flagelles égaux et lisses. La multiplication asexuée est assurée par division transversale des cellules et par zoospores végétatives. La reproduction sexuée existe dans de nombreux genres : c'est une isogamie ou une anisogamie, beaucoup plus rarement une oogamie. Le cycle est digénétique ou monogénétique. On rencontre dans cette sous-classe beaucoup d'Algues d'eau douce mais aussi un nombre important d'espèces marines. Nous diviserons la sous-classe en cinq ordres : les *Ulothricales*, formes filamenteuses non ramifiées; les *Chætophorales*, formes filamenteuses ramifiées ou thalles

en disques à filaments rayonnants, toujours de couleur verte; les *Chlorosarcinales*, thalles de cellules en amas ou en paquets cubiques; les *Trentépohliales*, formes filamenteuses ou en disques toujours colorés en rouge-orangé par des caroténoïdes; les *Ulvales*, thalles foliacés ou tubuleux.

Ulothricales

Le genre *Ulothrix* (marin et dulçaquicole) forme de longs filaments verts, fixés à la base dans le jeune âge puis librement flottants. Ces filaments sont des files unisériées de cellules avec noyau central et plaste pariétal en manchon ouvert avec un ou plusieurs pyrénoïdes. La multiplication se fait par division transversale des cellules et par émission de zoospores végétatives à quatre flagelles. La reproduction sexuée est une isogamie ou une anisogamie avec gamètes biflagellés. Le cycle est complexe, et, chez les espèces marines, il diffère suivant les espèces et les conditions du milieu. Ainsi, chez *Ulothrix flacca*, les formes de haut niveau ont un cycle monoïque, isogame digénétique, isomorphe. Les formes de bas niveau sont dioïques anisogames, digénétiques et hétéromorphes. Le zygote se fixe par un court pédoncule, prend un aspect piriforme (stade *Codiolum*) et divise son contenu en aplanospores sans flagelles qui germeront en filaments gamétophytiques mâle ou femelle. Un cycle analogue semble exister chez *U. zonata*, espèce commune des ruisseaux et eaux courantes. Les *Chlorhormidium* (appelés aussi *Hormidium* ou *Klebshormidium*) sont des Algues d'eau douce qui vivent aussi sur les sols humides, les troncs d'arbres, les vieilles murailles. Ils se distinguent des *Ulothrix* par deux caractères : plaste pariétal de petite taille non enveloppant et à un seul pyrénoïde, zoospores végétatives à deux flagelles. L'isogamie a été observée, mais fort rarement. Les filaments de *Chlorhormidium* se dissocient facilement en fragments d'une ou deux cellules.

Ce processus se retrouvera chez un autre genre subaérien, *Stichococcus*. Les cellules cylindriques à pôles arrondis sont de très petite taille avec un plaste pariétal sans pyrénoïde. Elles sont solitaires (et ressemblent alors à des Chlorococcales) ou par chaîne de deux à quatre. La multiplication se fait uniquement par division transversale; zoospore et sexualité sont inconnues. Chez les *Raphidonema* des neiges vertes, le filament est formé aussi d'un petit nombre de cellules (moins de trente-deux) sans pyrénoïde, mais il y a une nette polarité, les deux cellules terminales sont pointues tandis que les médianes sont cylindriques. Dans ce genre, le seul mode de reproduction connu est la division transversale.

Les *Geminella* d'eau douce ont des cellules à contour elliptique portant un pyrénoïde et disposées en un filament entouré d'une gaine mucilagineuse; chez certaines espèces, les cellules ne sont pas contiguës; sexualité et zoosporulation ne sont pas connues.

Le genre *Microspora* forme une famille caractérisée par le plaste pariétal en manchon enveloppant, perforé ou réticulé et sans pyrénoïde. La membrane est épaisse et formée de deux pièces emboîtées dans la région médiane de la cellule, pièces qui, en coupe optique, ont une forme de H. Nous avons déjà signalé cette structure dans le genre *Tribonema* (Xanthophycée). La multiplication se fait par division transversale et par zoospores, à deux ou quatre flagelles. La sexualité est mal connue.

Chez le genre *Cylindrocapsa*, les cellules ont un plaste central étoilé avec un pyrénoïde. Les zoospores végétatives sont à deux flagelles. La reproduction sexuée est une oogamie typique. La cellule femelle grossit et s'arrondit; un gamète mâle fusiforme à deux flagelles vient la féconder grâce à un pore de la paroi de l'oogone. Le cycle n'est pas entièrement connu.

Chætophorales

Cet ordre est fort important car il groupe plus de cent genres et plus de trois cents espèces tant marines que dulçaquicoles. Nous y trouverons des formes hétérotriches, c'est-à-dire à partie rampante et à partie dressée, mais aussi des formes où l'une de ces parties aura disparu. Les thalles y sont toujours filamenteux, mais, dans le cas de thalles en disques, seule la disposition rayonnante des cellules permettra de reconnaître des filaments.



J.-N. Reichel - « Réalités »

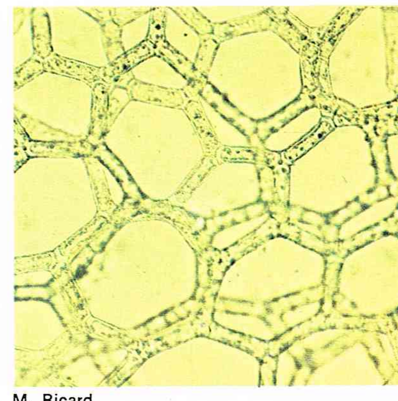
▲ ***Algues vertes couvrant les galets d'Étretat.***

A côté des divisions végétatives et des zoospores, nous aurons très souvent une reproduction sexuée, iso- ou anisogamique, plus rarement oogamique.

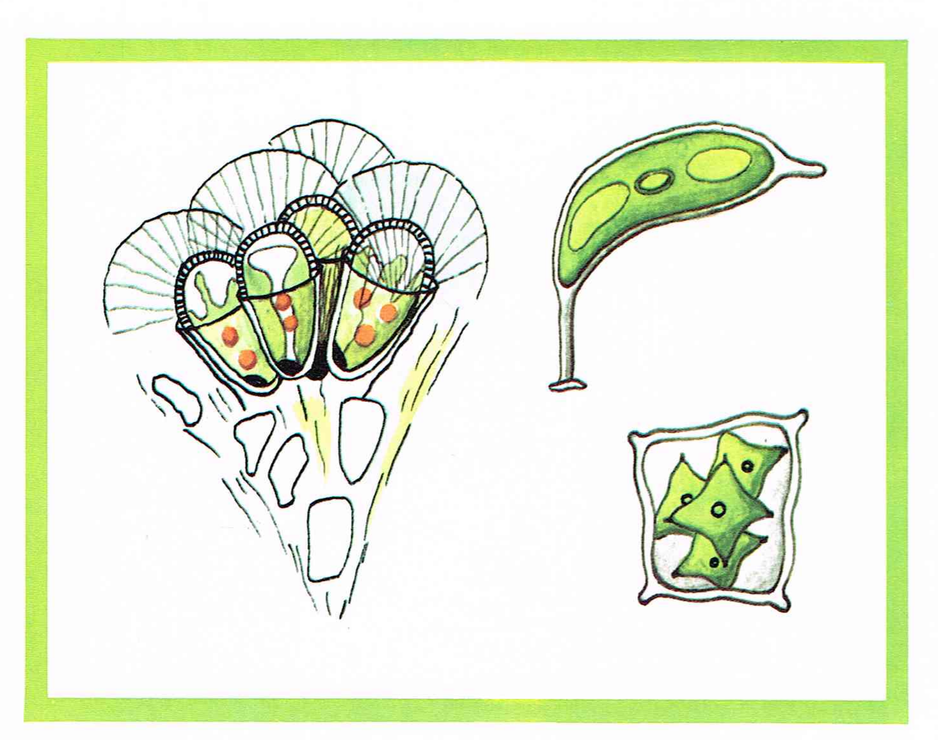
Dans la vaste famille des *Chætophoracées*, nous trouvons des Algues filamenteuses ramifiées dont les rameaux s'effilent souvent en poils pluricellulaires; la reproduction est isogamique ou anisogamique. Le genre *Stigeoclonium* (eau douce) est hétérotriche, mais chez certaines espèces seule subsiste la partie dressée, fixée à la base, prenant la forme d'un arbuscule à cellules à plaste pariétal portant un ou deux pyrénoïdes. Les branches terminales de l'arbuscule s'effilent en poils plus ou moins longs. Toutes les cellules peuvent donner des zoospores végétatives à quatre flagelles. La reproduction sexuée est une isogamie à gamètes à deux ou quatre flagelles. Le zygote, d'abord mobile à quatre ou huit fouets, donne quatre zoospores quadriflagellées après méiose, zoospores germant en une nouvelle Algue. Les *Chaetophora* sont des *Stigeoclonium* à croissance radiale formant des thalles macroscopiques gélatineux, fixés, de forme définie (sphériques, mamelonnés, digités, etc.). Chez *Draparnaldia*, des eaux courantes et pures, le filament fixé à la base par des rhizoïdes a une structure cladomienne. L'axe très long (8 à 10 cm), ramifié, est formé de grosses cellules en tonnelets à plaste très réduit. Il porte des bouquets de pleuridies très ramifiées à plaste bien développé, et terminées en poils incolores. Les pleuridies assument à la fois les fonctions assimilatrices et reproductrices. Elles donnent des zoospores végétatives à quatre flagelles ou des gamètes isogames, quadriflagellés eux aussi. Le genre *Microthamnion* a une organisation plus simple et prend, comme certains *Stigeoclonium*, l'aspect d'un thalle dressé sans partie basale rampante, mais les branches sont dépourvues de poils et les cellules ont un plaste pariétal sans pyrénoïde.

Ce genre dulçaquicole produit des zoospores végétatives biflagellées. Signalons que, chez cette Algue, on a découvert la présence de siphonoxanthine, xanthophylle abondante chez les Derbesiales et Caulerpales; remarquons à ce sujet que cette substance a été aussi rencontrée chez quelques Prasinophycées *(Pyramimonas, Nephroselmis)*.

▼ **Hydrodictyon reticulatum** ***(fragment de colonie).***



M. Ricard



▲ *De gauche à droite : détail d'une colonie de* **Botryococcus braunii** *(× 1 800).* **Characium ornithocephalus,** *une cellule fixée (× 1 900).* **Tetraedron minimum,** *formation des autospores (× 1 850).*

Le genre dulçaquicole et marin *Gongrosira* est hétérotriche, et la partie dressée à cellules arrondies, sans poil, porte des sporocystes globuleux donnant des zoospores végétatives biflagellées. Les *Trichophilus* sont réduits à un thalle rampant irrégulièrement ramifié et qui vit sur et dans les poils du bradype (paresseux) d'Amérique du Sud, auquel ces Végétaux donnent une teinte verdâtre. Les cellules à membrane épaisse ont un plaste pariétal avec un pyrénoïde peu visible. Les cellules peuvent émettre des zoospores végétatives à quatre flagelles. Les *Tellamia* marines croissent dans les coquilles de Mollusques.

Les *Pleurococcus* (ou *Protococcus*) des anciens auteurs vivent sur les troncs d'arbres, les murs humides qu'ils recouvrent d'une poussière verte. Ce sont des Algues formant des paquets cubiques de cellules à plaste pariétal lobé, sans pyrénoïde, et plus rarement de courts filaments (genre *Apatococcus*, se multipliant par zoospores biflagellées).

Les *Desmococcus* ont le même aspect et le même habitat, mais les cellules ont un plaste avec pyrénoïde et ne forment pas de zoospores mais uniquement des aplanospores sans flagelle. *Fritschiella* est une Chætophoracée qui croît sur les sols humides des régions chaudes (Inde, Afrique, Japon, etc.). La partie aérienne forme des bouquets de filaments unisériés ramifiés, elle est assimilatrice et saisonnière, et disparaît avec la sécheresse ; elle est reliée par l'intermédiaire d'un axe court à une partie rampante souterraine qui s'accroche au sol grâce à des rhizoïdes incolores. Cette dernière est pérenne et reproductrice ; les rhizoïdes sont fixateurs et assimilateurs. Les zoospores végétatives sont de trois types : macro- et microzoospores à quatre flagelles, microzoospores à deux flagelles. Enfin il existe des isogamètes biflagellés. Il y a alternance régulière de générations isomorphes, haploïde et diploïde. Le zygote germe en donnant à un pôle un rhizoïde cloisonné, à l'autre l'axe et les parties aériennes. La méiose se produit lors de la formation des zoospores qui sont haploïdes et produisent des gamétophytes.

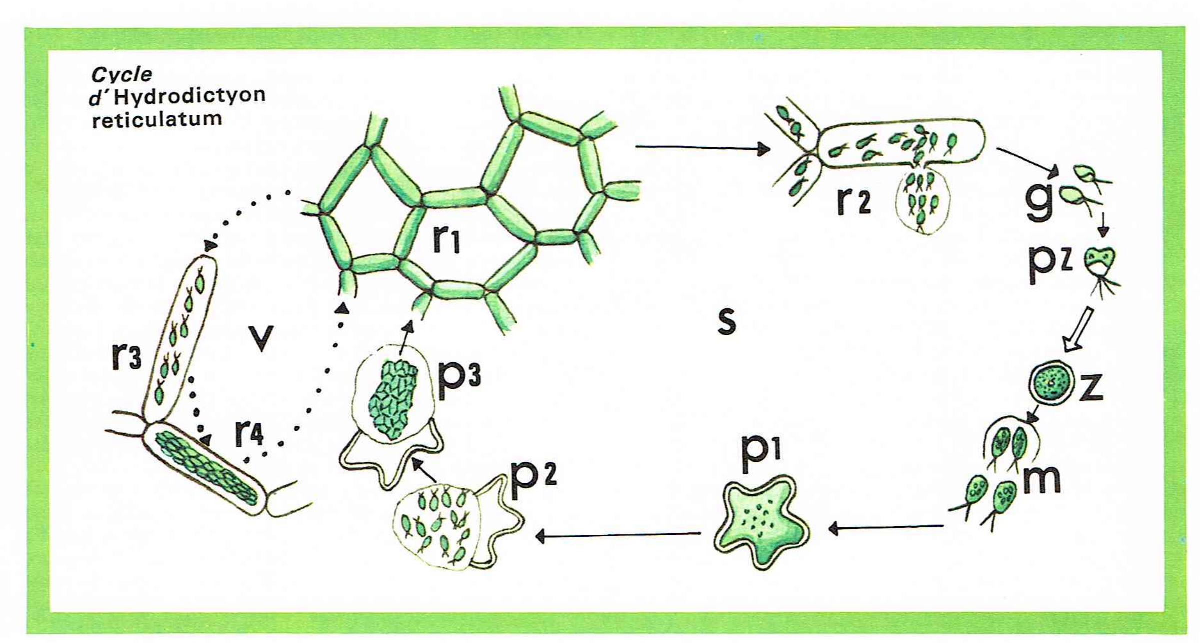
Quelques genres sont caractérisés par la présence de poils unicellulaires. *Ochlochaete* forme des thalles discoïdes épiphytes sur les Algues marines ; ceux-ci montrent des filaments ramifiés vers le bord, tandis que la partie centrale est constituée par deux ou trois couches de cellules globuleuses. Les cellules à plaste pariétal et pyrénoïde portent un long poil.

Les *Phaeophila* épiphytes sur les Algues marines ont des filaments rampants ramifiés dont les cellules s'ornent de longs poils minces souvent sinueux tandis que les *Bulbocoleon*, marins aussi, sont caractérisés par leurs poils à base bulbeuse portés par de petites cellules.

Les *Ectochaete*, marins et dulçaquicoles, vivent en endophytes sous la cuticule d'autres Algues et possèdent aussi de longs poils non cloisonnés.

Aphanochaete croît sur les *Cladophora* d'eau douce ; son thalle est un court filament rampant ramifié portant des poils renflés à leur base et distincts des cellules. La multiplication végétative se fait par zoospores quadriflagellées, et la reproduction sexuée est presque une oogamie. Le gamète femelle, quadriflagellé, est de grande taille et perd rapidement ses fouets : il est alors fécondé par un petit gamète mâle à quatre flagelles.

Nous rencontrons aussi dans les Chætophorales marines des genres qui donnent des thalles discoïdaux à structure radiale et formés d'une seule assise de cellules *(Pringsheimia)* ou à partie centrale à plusieurs couches cellulaires *(Ulvella)*. Dans le genre dulçaquicole, *Coleochaete*, nous aurons un ensemble de caractères originaux : cellules portant des poils filiformes et ayant une gaine basale bien distincte, et surtout une oogamie d'un type assez particulier. Suivant les espèces, le thalle est soit filamenteux ramifié, avec filaments rampants dressés ; soit en coussinets de filaments libres ; soit discoïdal par coalescence de filaments réunis au centre et libres à la périphérie ; soit enfin circulaire à une seule couche cellulaire par union parfaite des filaments radiaux. Les zoospores végétatives sont biflagellées.



▶ *g : gamètes ; m : méiose et production de quatre zoospores ; p_1 : polyèdre ; p_2 : germination du polyèdre ; p_3 : formation du jeune réseau ; pz : isogamie ; r_1 : réseau adulte ; r_2 : émission de gamètes ; r_3 : zoospores végétatives dans une cellule adulte ; r_4 : formation d'un jeune réseau dans une cellule adulte ; s : cycle sexué ; v : cycle végétatif ; z : zygote. Les flèches simples indiquent la phase haploïde du cycle, les flèches doubles, la phase diploïde.*

La reproduction sexuée est une oogamie avec une oogone renflée surmontée d'un col incolore et des gamètes mâles à deux flagelles, souvent sans plastes. Après fécondation, les cellules voisines de l'oogone s'accroissent et entourent l'œuf d'un cortex. Après une période de repos, l'œuf subit la méiose et produit des zoospores biflagellées qui redonneront de nouveaux thalles végétatifs.

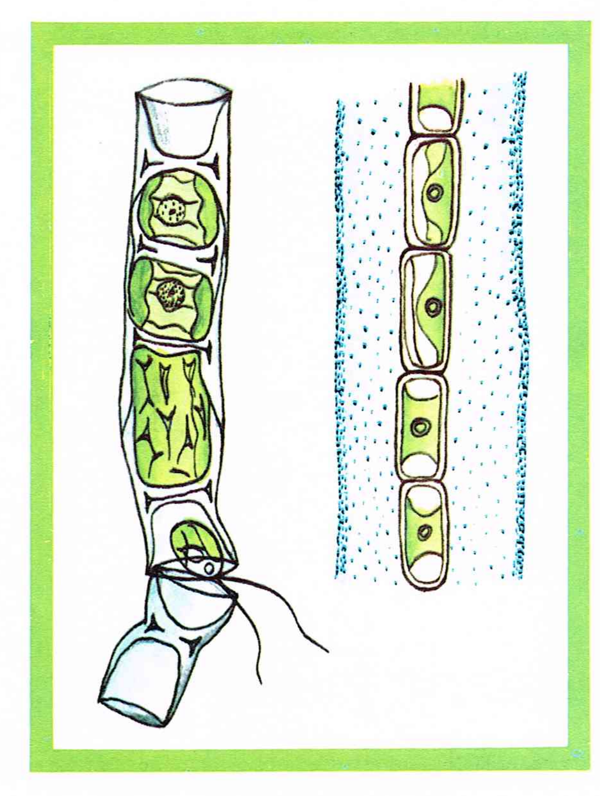
Chlorosarcinales

Ce petit groupe d'Algues microscopiques croissant surtout dans les sols humides est caractérisé par des thalles en paquets cubiques ou en tétrades cellulaires et par l'absence totale de filaments. C'est un groupe primitif qui est sans doute l'ancêtre des Chætophorales. La multiplication se fait par division végétative des cellules et par zoospores à deux ou quatre flagelles. La sexualité, rarement signalée, est isogamique ; les plastes sont le plus souvent en coupe creuse avec un pyrénoïde, mais certains genres en sont dépourvus *(Chlorosarcina)* ou possèdent un plaste central étoilé *(Borodinella)*. Le thalle a, suivant les genres, des formes variées : cubique chez *Chlorosarcina* et *Chlorosarcinopsis*, en paquet tétraédrique chez *Borodinella*, en colonie plate d'une couche de cellules chez *Chloroplana* (zoospore à deux flagelles) et *Planophila* (zoospores à quatre flagelles) ou enfin en paquets irréguliers *(Pseudendocloniopsis)*. Chez ce dernier genre les spores ont un stigma mais pas de flagelles.

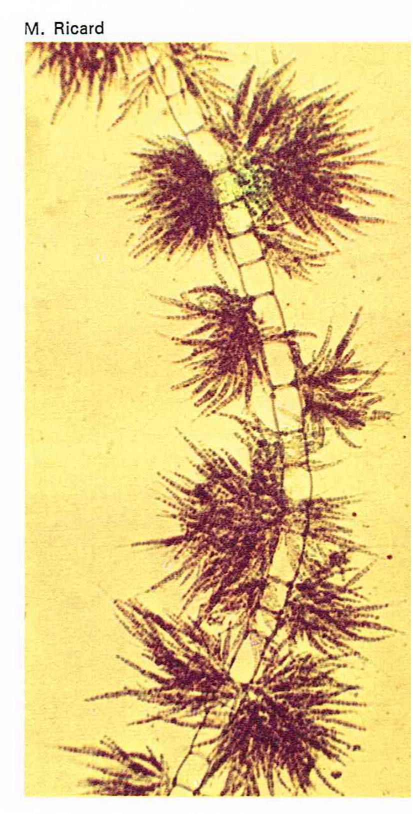
Trentépohliales

Ces Algues strictement subaériennes vivent sur les sols, les rochers, les écorces d'arbre, les feuilles qu'elles recouvrent d'un fin velours de filaments de couleur rouge-orangé ou de thalles arrondis visibles à l'œil nu. L'abondance de gouttelettes d'huile riche en caroténoïdes leur donne cette couleur rouge si caractéristique (et aussi parfois une odeur de violette).

Le genre *Trentepohlia*, avec une quarantaine d'espèces surtout abondantes dans les régions tropicales humides, a des thalles filamenteux hétérotriches avec des filaments simples ramifiés, unisériés et des filaments dressés atteignant quelques millimètres de longueur. Les cellules cylindriques ont des plastes pariétaux rubanés irréguliers de couleur vert pâle et le cytoplasme est bourré de gouttes d'huile orangée. L'amidon très peu abondant a été décelé grâce au microscope électronique. Les filaments portent à leur base des gamétocystes sessiles sphériques qui donnent des isogamètes biflagellés tandis que les filaments dressés ont des sporocystes pédicellés ou en crochet, soit solitaires, soit en bouquets de quatre ou huit. Ces sporocystes se détachent et sont dispersés par le vent. Lorsqu'ils tombent dans un lieu humide, ils émettent des zoospores quadriflagellées qui donnent naissance à un thalle.



M. Ricard



▲ *Fragment de* **Draparnaldia glomerata.**

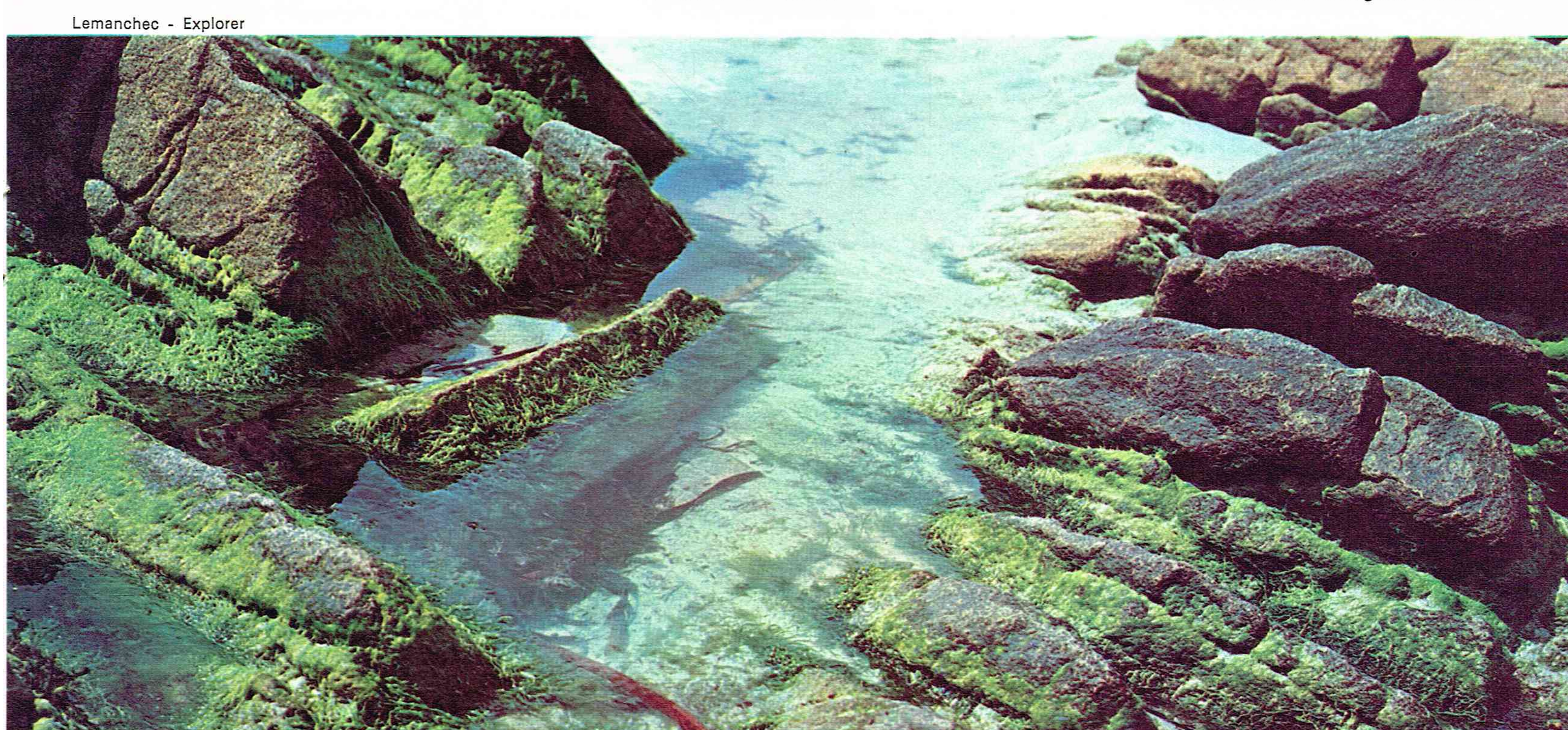
◀ *De gauche à droite.* **Microspora loefgrenii,** *fragment de filament et émission de zoospore (× 710).* **Geminella minor,** *plancton d'eau douce, fragment de filament (× 1 050).*

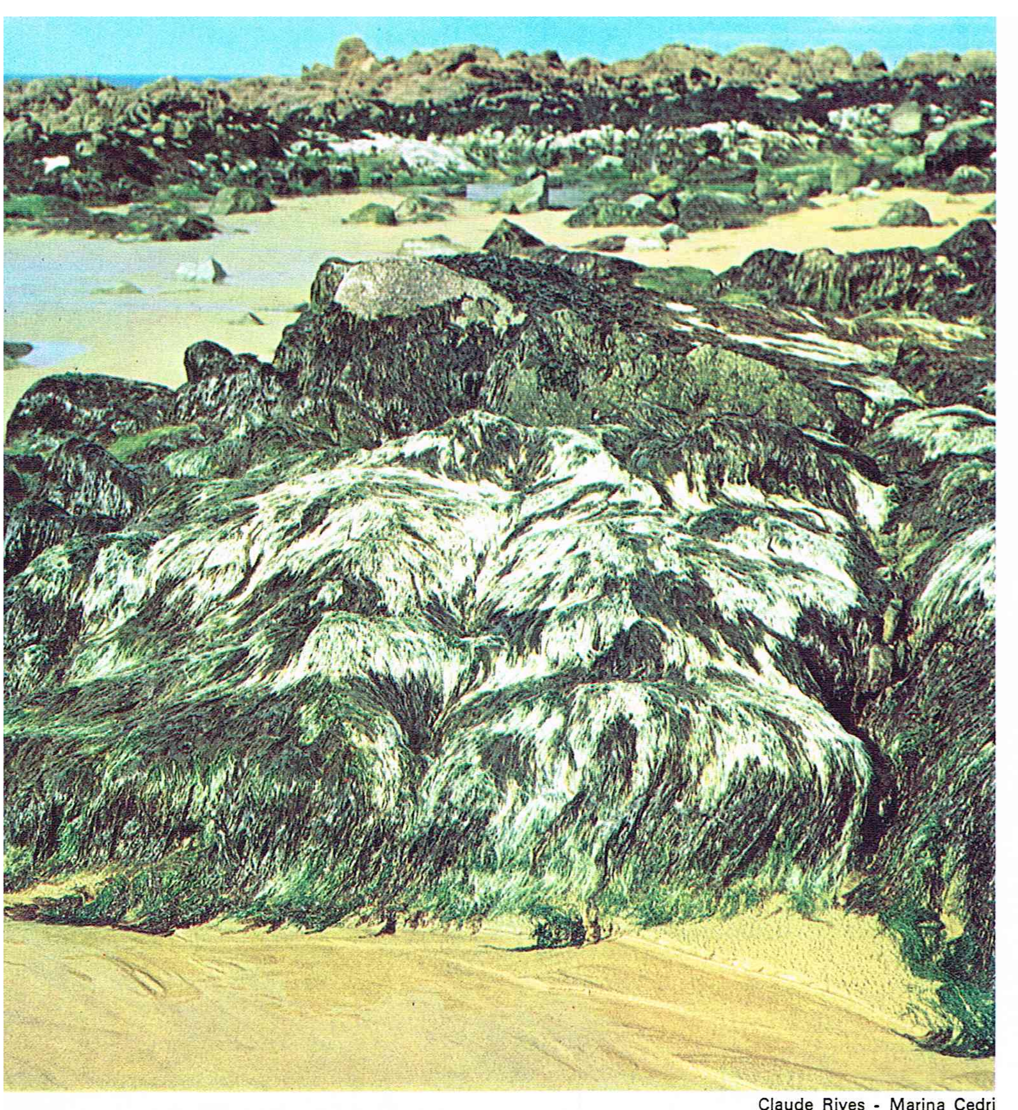
Le genre *Phycopeltis* montre la même structure cellulaire mais les filaments dressés sont absents et les filaments rampants forment des thalles arrondis d'une seule couche de cellules, thalles fixés, sans rhizoïde, sur les feuilles et les écorces d'arbres.

Chez *Cephaleuros*, nous retrouvons la même organisation mais le thalle est parasite des feuilles ; il est sous-cuticulaire avec plusieurs assises de cellules, et souvent des rhizoïdes s'enfoncent dans les tissus de l'hôte. Les sporocystes pédicellés se dressent à la surface de la feuille parasitée. Le cycle de *Cephaleuros* est connu : des gamétocystes sessiles produisent des isogamètes biflagellés qui forment des zygotes. Ces derniers germent aussitôt en un sporocyste nain de quelques cellules avec une cellule basale fixatrice. Ce sporocyste émet quatre microzoospores quadriflagellées qui redonnent un thalle. Le lieu de la méiose n'a pas été précisé ; le cycle est digénétique, hétéromorphe. Ces *Cephaleuros* sont des parasites dangereux pour les plantes tropicales cultivées, comme le caféier et le théier.

▼ *Rochers en Bretagne recouverts d'Algues vertes.*

Lemanchec - Explorer





Claude Rives - Marina Cedri

▲ *Le genre* Enteromorpha *(Ulvales) abonde dans la zone des marées.*

Ulvales

Cet ordre renferme des Algues macroscopiques particulièrement fréquentes dans les niveaux côtiers supérieurs et les flaques supra-littorales; elles ont des thalles fixés en lames vertes ou en tubes simples ou ramifiés.

Les *Monostroma* d'abord vésiculeux ont ensuite un thalle lobé, déchiqueté, à une seule couche de cellules groupées par quatre et enrobées dans un mucilage. Ces cellules ont des plastes en coupe à un pyrénoïde. Les thalles sont des gamétophytes haploïdes dioïques à gamètes biflagellés qui, par isogamie, donnent des zygotes qui subissent la méiose avant d'émettre des zoospores quadriflagellées produisant des thalles gamétophytes *(M. bullosum)*. Le cycle est donc monogénétique haploïde. Chez une autre espèce, *M. oxycoccum*, il y a perte de la sexualité, et seules les zoospores biflagellées végétatives sont connues.

Chez les *Ulva* à grandes lames vertes, fermes et brillantes, le thalle est formé de deux couches de cellules pressées les unes contre les autres. Les *Enteromorpha* en tubes creux avec une seule couche de cellules à un ou plusieurs pyrénoïdes ont aussi une alternance régulière de sporophytes diploïdes et de gamétophytes haploïdes. Le cycle est digénétique, isomorphe comme chez les *Ulva*.

On peut placer dans l'ordre des Ulvales la famille des *Prasiolacées* dont de nombreux auteurs font un ordre particulier des Prasiolales. Ces Algues marines, dulçaquicoles (eau courante) et subaériennes forment des thalles foliacés fixés par un court pédoncule. Ces thalles ont une assise de cellules groupées très régulièrement suivant deux axes perpendiculaires. Les cellules ont un plaste central étoilé (caractère qui se retrouve chez les *Blidingia*, Algues très proches des *Enteromorpha*). Les thalles sont diploïdes et se multiplient végétativement par spores non flagellées (aplanospores). Ces thalles peuvent donner des gamètes.

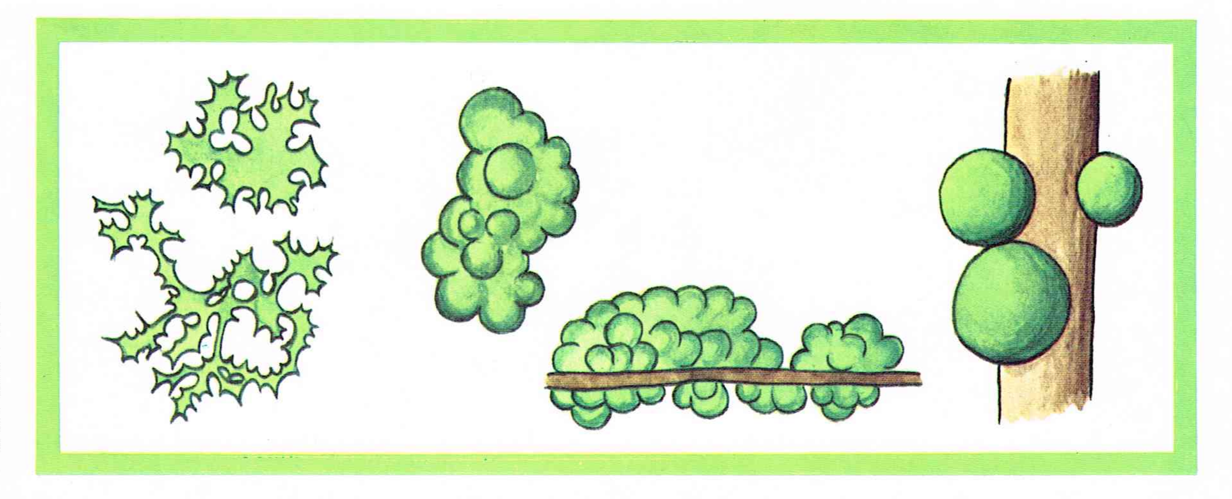
Chez *Prasiola stipitata*, espèce marine, la partie supérieure du thalle subit la méiose et émettra dans des secteurs voisins, en mosaïque, des gamètes mâles biflagellés et des gamètes femelles sans flagelles. Les zygotes issus de cette union seront mobiles un certain temps grâce à un des flagelles du gamète mâle (l'autre étant résorbé) puis germeront en un nouveau thalle diploïde : le cycle est donc monogénétique.

● Œdogoniophycidées

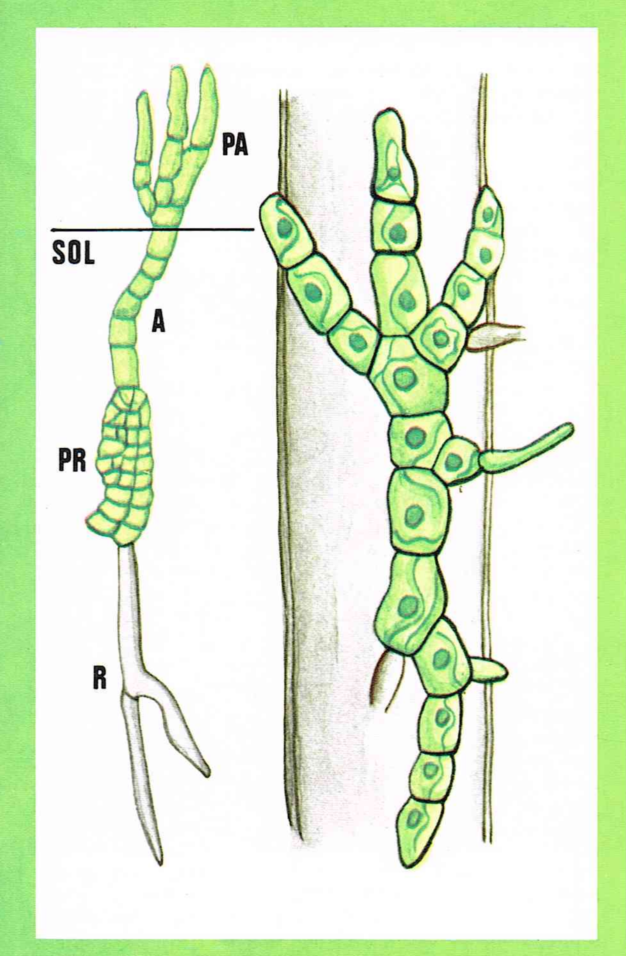
Cette sous-classe ne renferme que l'ordre unique des Œdogoniales et la seule famille des Œdogoniacées avec trois genres et plus de cinq cents espèces filamenteuses des eaux douces. Ces filaments extrêmement minces, unisériés, simples ou ramifiés sont fixés par leur base et forment sur les cailloux et les plantes aquatiques un tapis chevelu d'un joli vert qui parfois peut atteindre 5 ou 10 cm d'épaisseur.

La sous-classe présente trois caractères distinctifs : les zoospores végétatives et les gamètes mâles sont pourvus d'une couronne de flagelles égaux (disposition stéphanocontée) ; la reproduction sexuée est une oogamie ; les cellules, lors de leur division, présentent à leur sommet une série de calottes emboîtées et montrent un phénomène d'élongation tout à fait remarquable.

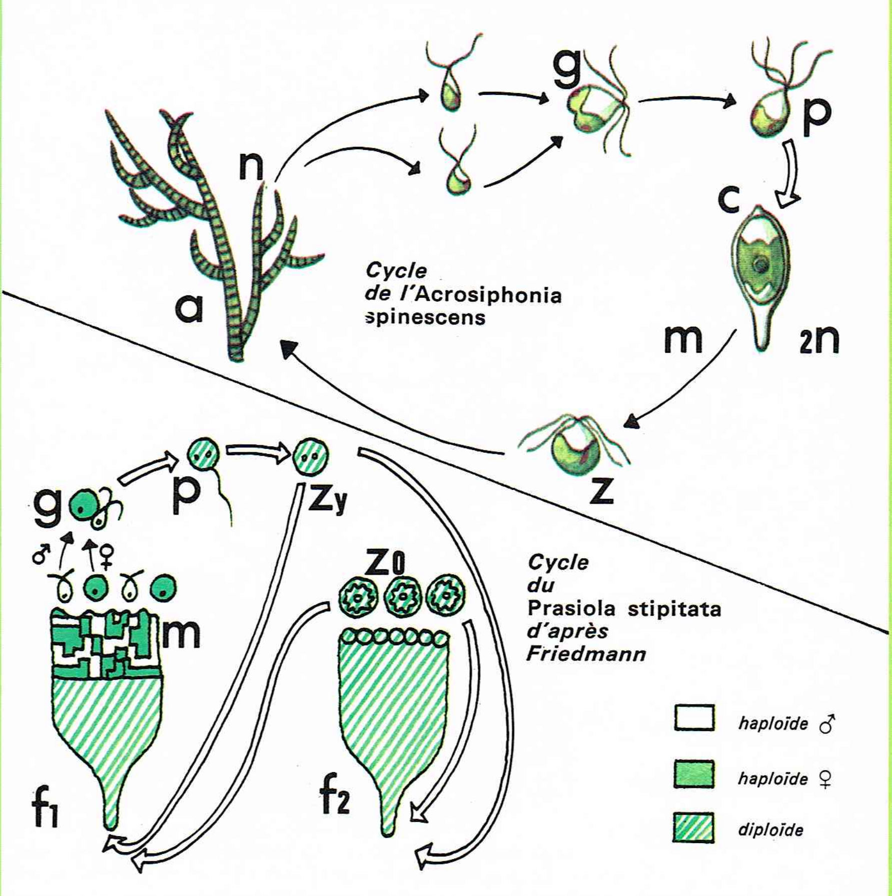
Les cellules des Œdogoniales sont uninucléées et possèdent un plaste, en manchon pariétal perforé ou réticulé avec de nombreux pyrénoïdes. Chez les *Oedogonium* monoïques que nous prendrons comme exemple, le filament est simple, unisérié, fixé à la base. Certaines cellules se renflent pour donner les oogones à oosphères immobiles; d'autres cellules, après divisions répétées, se transforment en anthéridies de courte longueur et émettent un ou deux gamètes mâles avec une couronne de flagelles. Un gamète mâle libéré va féconder une oosphère grâce à un pore ou une fente de l'oogone, et le zygote formé s'entoure d'une épaisse membrane triple, souvent ornée de fossettes, d'épines, de verrues, de côtes. Après un temps de latence, le zygote se divise, après méiose, en quatre zoospores stéphanocontées qui germeront en quatre nouveaux individus. Le cycle est donc haploïde, monogénétique. La reproduction asexuée est assurée



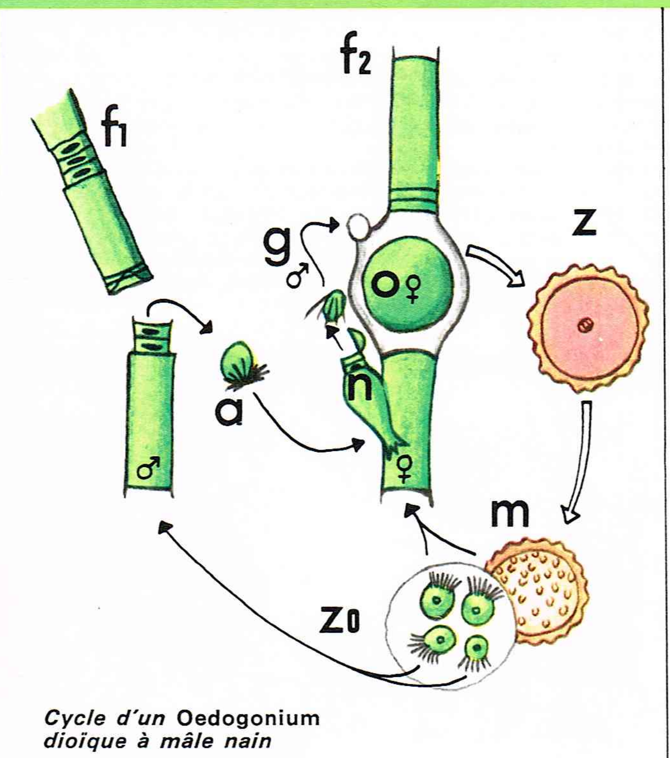
▶ *De gauche à droite :* Chaetophora incrassata : *deux thalles (eau douce).* Chaetophora tuberculosa : *thalle libre et thalles fixés (eau douce).* Chaetophora elegans : *trois thalles fixés (eau douce).*

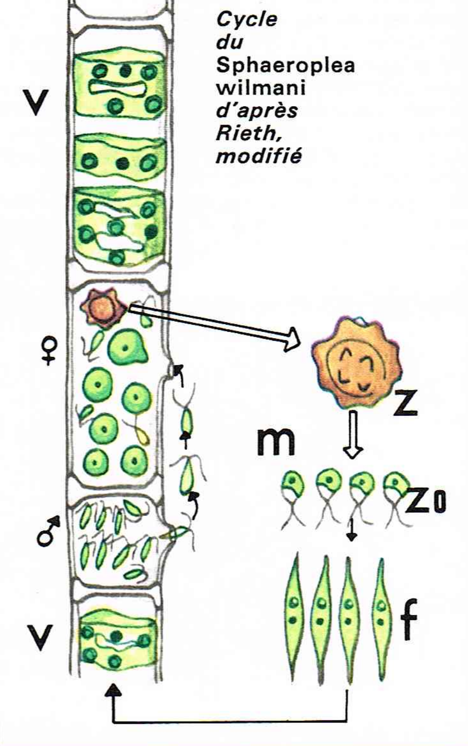


▲ *Fritschiella tuberosa (à gauche), d'après R. N. Singh. PA : partie aérienne dressée ; A : axe ; PR : partie rampante reproductrice ; R : rhizoïdes (× 590). Aphanochaete repens (à droite), épiphyte sur Cladophora d'eau douce montrant la base de poils bulbeux (× 1 630).*

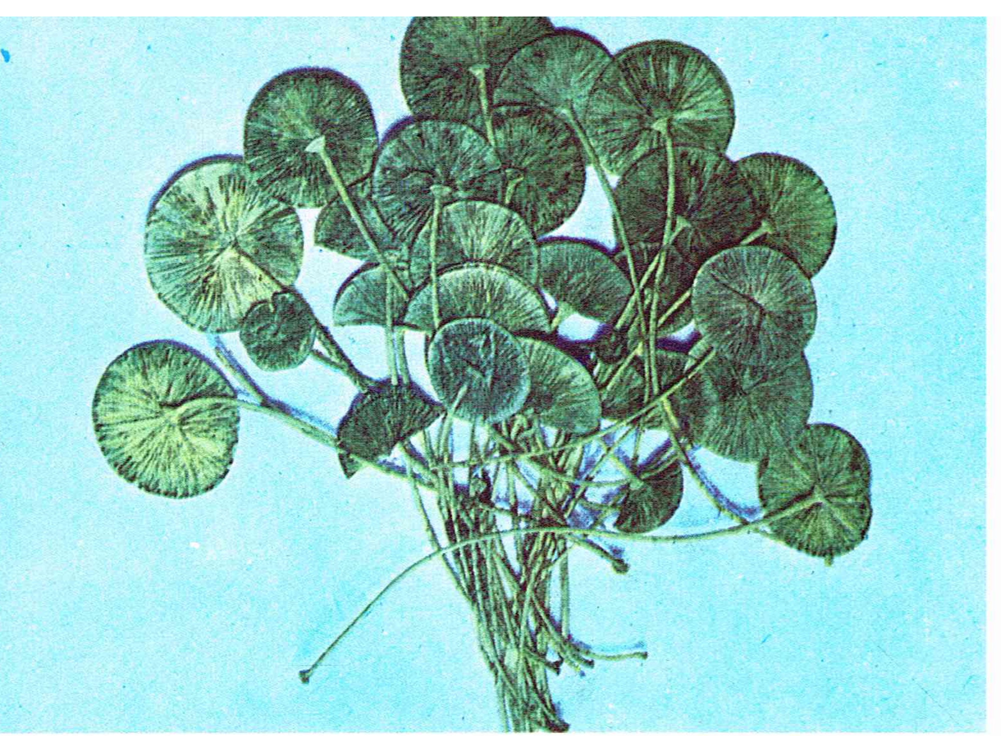


▲ *Deux cycles de Chlorophycées. m : méiose ; g : gamie ; p : planozygote ; a : phase gamétophytique Acrosiphonia (n) ; c : Codiolum (2 n) ; z : zoospores végétatives ; f_1 : fronde sexuée ; f_2 : fronde à reproduction végétative ; zy : zygote ; zo : spores non flagellées. Les doubles flèches indiquent la phase diploïde, les simples la phase haploïde.*





◄ *f_1 : filament mâle ; a : androspore ; n : mâle nain ; g ♂ : gamète mâle, o ♀ : gamète femelle ; z : zygote ; zo : zoospore ; m : méiose. Doubles flèches : phase diploïde ; flèches simples : phase haploïde. (Schéma de gauche). v : article végétatif ; ♀ : article femelle avec oogone et un zygote (après gamie) ; ♂ : article mâle à gamètes biflagellés ; z : zygote ; m : méiose ; zo : zoospores végétatives ; f : filaments à un noyau et un pyrénoïde ; v : filaments végétatifs. (Schéma de droite).*



M. Bavestrelli, C. Bevilacqua, S. Prato

▲ **Acetabularia mediterranea** *(Dasycladales).*

par des zoospores stéphanocontées libérées par rupture du filament. Il existe des *Oedogonium* dioïques et des formes à mâle nain (nannandriques). Chez ces derniers, l'androspore, de même taille qu'une zoospore végétative, ne va pas féconder directement l'oosphère ; elle se fixe au voisinage de l'oogone et germe en un court filament à cellule support surmontée d'une ou deux cellules fertiles qui produisent chacune deux gamètes mâles, stéphanocontés, de petite taille. Un de ces gamètes va féconder l'oosphère. Les espèces nannandriques peuvent être monoïques ou dioïques.

Les *Bulbochaete* sont des Œdogoniales ramifiées et portant des poils latéraux à base bulbeuse. Les *Oedocladium* qui se développent souvent sur les sols humides des régions chaudes sont des *Oedogonium* ramifiés et dépourvus de poils.

● Bryopsidophycidées (ou Siphonophycidées)

Cette sous-classe groupe un grand nombre d'Algues marines caractérisées soit par des siphons sans cloisons, soit par des articles plurinucléés. Le caroténoïde dominant est non le β carotène mais l'α carotène. Quelques-unes de ces Algues renferment des xanthophylles particulières : siphonoxanthine et siphonéine.

Les thalles y sont de structure fort variée, filaments segmentés non ramifiés des Sphæropléales, filaments ramifiés, divisés en articles des Cladophoracées et Acrosiphoniales, siphons enchevêtrés en thalle vésiculeux ou arbusculaires chez les Codiales, siphons ramifiés des Dichotomosiphonales, thalle complexe des Dasycladales et des Caulerpales.

Nous trouvons donc là une grande diversité qui justifie la division de cette classe en sept ordres que nous étudierons brièvement.

Sphæropléales

Cet ordre ne renferme qu'une seule famille avec un seul genre et sept espèces vivant dans les eaux douces des mares, des fossés et des étangs. Il s'agit de longs filaments librement flottants, fort minces mais atteignant plusieurs centimètres de longueur. Ils sont unisériés, formés d'articles cylindriques séparés par des cloisons parfois incomplètes. Chaque article présente une série de plastes superposés en manchons pariétaux avec plusieurs pyrénoïdes. A chaque plaste correspond un noyau. Nous avons donc une structure fort voisine de celle des *Ulothrix*. La reproduction sexuée est oogamique à cycle monogénétique haploïde, soit dioïque, soit monoïque. Dans un article, les noyaux se divisent sans que soit modifiée la forme du filament, et il se produit des centaines de gamètes mâles biflagellés, fusiformes, de petite taille. Les articles du filament femelle donnent de la même façon des oosphères sphériques. Les articles des filaments mâles et femelles sont percés d'un pore médian qui permettra la sortie des gamètes mâles et la fécondation des oosphères. Les zygotes s'entoureront alors d'une épaisse membrane ornée de crêtes, d'épines, de verrues, et leur cytoplasme se colorera en rouge. Ils seront libérés par destruction de la paroi du filament et, après un temps de repos parfois fort long, germeront, après méiose, en donnant chacun quatre zoospores biflagellées. Ces zoospores perdent leurs flagelles et produisent un filament fusiforme, à un noyau et un pyrénoïde, puis par multiplication rapide de ces derniers se reforme un filament végétatif flottant.

Acrosiphoniales

Ce sont des Algues marines filamenteuses simples ou ramifiées à cellules uninucléées ou articles plurinucléés possédant un plaste pariétal réticulé avec de nombreux pyrénoïdes. Leur cycle digénétique hétéromorphe les distingue des Cladophoracées.

Acrosiphonia est une Algue ramifiée avec des articles plurinucléés et des rameaux recourbés en crochet. Ce gamétophyte donne des gamètes biflagellés. Après isogamie, les zygotes germent en un sporophyte pédicellé unicellulaire et uninucléé, le stade *Codiolum* qui croît dans les thalles d'une Algue rouge encroûtante, *Petrocelis*. Ce *Codiolum* émet, après méiose, des zoospores à quatre flagelles qui redonnent un *Acrosiphonia*.

Urospora à filament non ramifié fixé à la base a le même cycle et le même stade *Codiolum*.

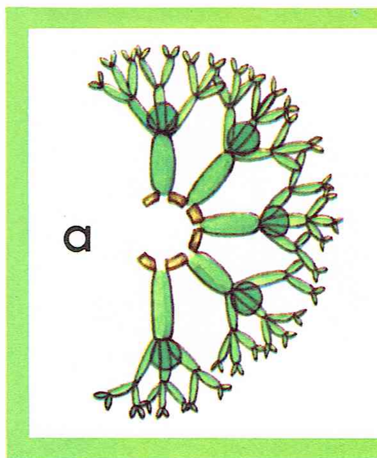
Chez *Spongomorpha* à cellules uninucléées et thalle ramifié, le sporophyte, toujours unicellulaire, n'est pas pédicellé, c'est un *Chlorochytrium*.

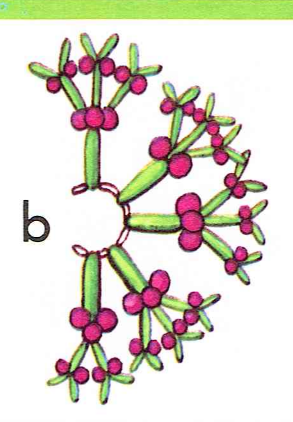
Siphonocladales

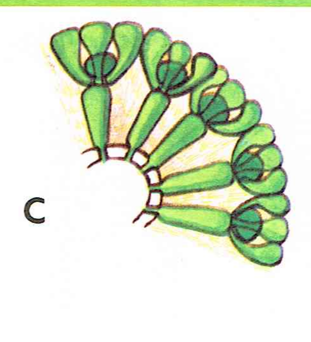
Le thalle est formé d'articles plurinucléés (famille des Cladophoracées) ou de siphons qui peuvent donner des kystes ségrégatifs simulant des ramifications (familles des *Siphonocladacées* et *Valoniacées*). Les plastes sont toujours réticulés, pariétaux avec de nombreux pyrénoïdes. Les zoospores végétatives sont à quatre flagelles et les gamètes biflagellés.

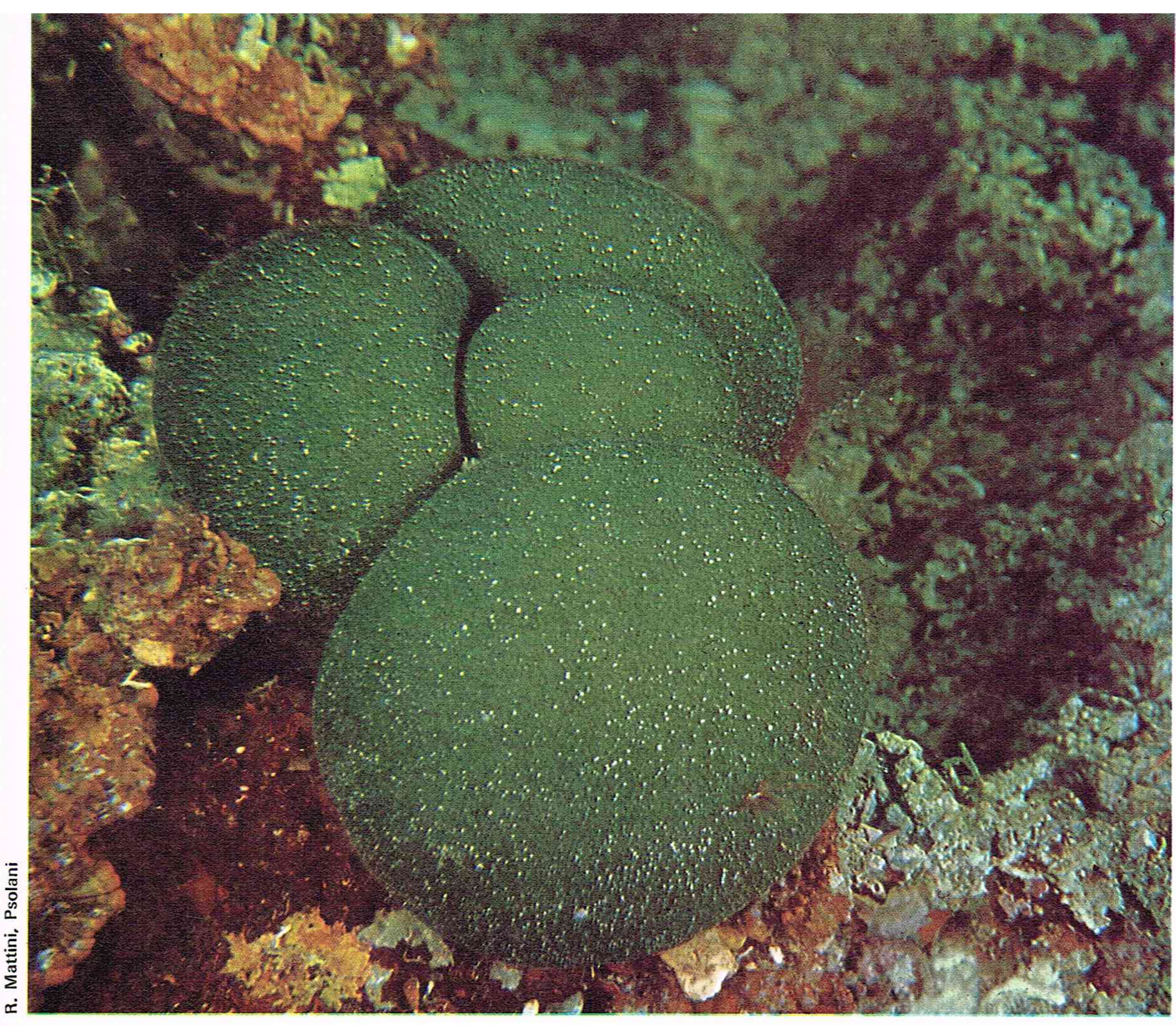


▶ *Disposition schématique des organes reproducteurs chez les Dasycladales. En vert : ampoules donnant directement des gamètes; en rouge : ampoules avec kystes, le plus souvent operculés, qui donnent les gamètes. En brun : les parties calcifiées. Verticilles fertiles de a. -* **Dasycladus** *(d'après Oltmanns). b. -* **Batophora** *(d'après Harvey). c. -* **Cymopolia** *(d'après Solms). d. -* **Neomeris** *(d'après Cramer). e. -* **Bornetella** *(d'après Solms et Cramer). f. - Coupe d'une ombrelle d'***Acetabularia mediterranea** *(d'après Oltmanns). V_1 : cicatrice d'un verticille stérile, caduc; V_2 : verticille fertile portant à la base les logettes en ampoules (A) qui renferment les kystes, dont l'un est représenté à droite (K) en train d'émettre des gamètes.*









◀ **Codium bursa** ***(Codiales).***

Chez les *Cladophora* marins (plus de cent espèces), le sporophyte diploïde alterne avec un gamétophyte haploïde de même aspect. Le sporophyte filamenteux et ramifié à articles plurinucléés, après méiose, donne des zoospores à quatre flagelles qui germent en gamétophytes. Le zygote formé par isogamie de gamètes biflagellés sera l'origine du nouveau sporophyte. Ce cycle digénétique isomorphe est modifié chez *Cladophora glomerata*, espèce courante en eau douce : le cycle est monogénétique diploïde. Le thalle est un sporophyte diploïde qui émet, après méiose, des isogamètes biflagellés qui fusionneront en un zygote, souche du nouveau sporophyte.

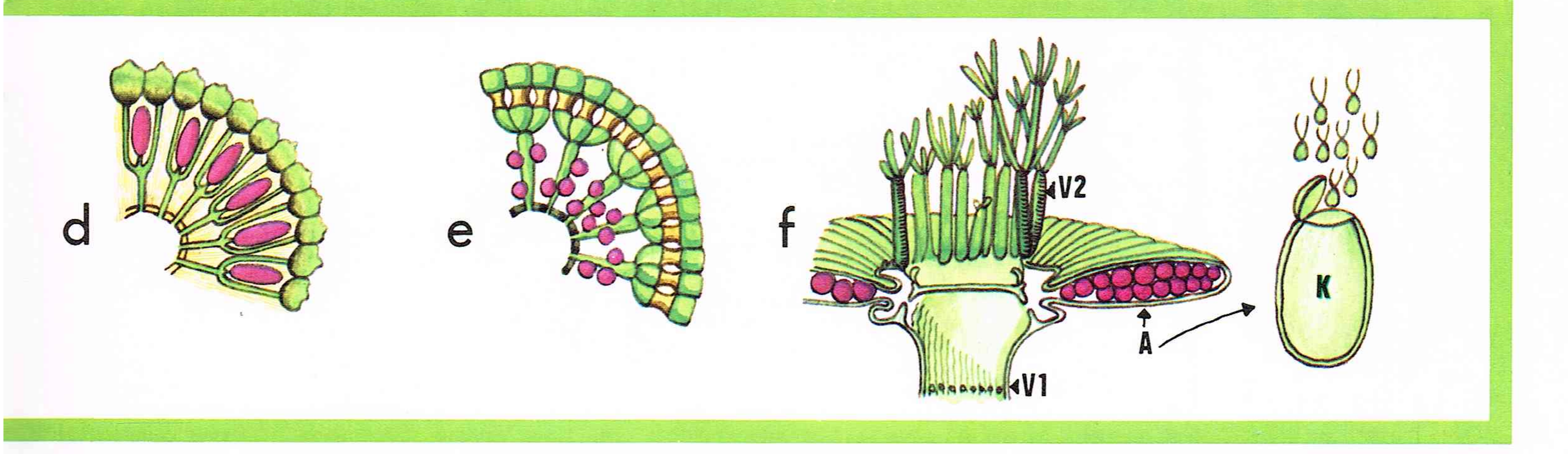
Rhizoclonium (à articles ne contenant que deux ou quatre noyaux) et *Chaetomorpha* (à très nombreux noyaux), surtout abondants en mer, sont des formes filamenteuses isogamiques non ramifiées ayant le cycle des *Cladophora* digénétiques.

Le *Siphonocladus pusillus* de Méditerranée est un bon exemple pour la famille des Siphonocladacées. Il s'agit d'une petite vésicule de quelques centimètres de longueur fixée par des rhizoïdes ramifiés. Le thalle a une mince couche de cytoplasme avec un plaste réticulé, de nombreux pyrénoïdes et de nombreux noyaux : une énorme vacuole occupe la partie centrale de la vésicule. Le cytoplasme se fragmente en éléments plurinucléés qui s'entourent d'une membrane ; cette division ségrégative sera l'origine d'articles et de ramifications latérales. Les kystes formés suivant le même procédé donnent des zoospores végétatives biflagellées sans méiose, ou des gamètes après méiose.

Les *Microdictyon* et les *Anadyomene* des mers chaudes ont un aspect très élégant : siphons réunis en réseau chez les premiers, ou en lame en éventail chez les seconds, et cela grâce à la division ségrégative.

Les *Valonia* (Méditerranée et mers chaudes) de la famille des Valoniacées ont un thalle en vésicule de grande taille (jusqu'à la grosseur d'un œuf de pigeon) à nombreux noyaux et plaste réticulé. Cet énorme siphon fixé par des rhizoïdes peut par division ségrégative et bourgonnement donner naissance à des siphons secondaires vésiculeux ; les zoospores végétatives sont à quatre fouets, et les gamètes, émis après méiose, sont biflagellés. Le cycle semble monogénétique diploïde comme chez *Cladophora glomerata*.

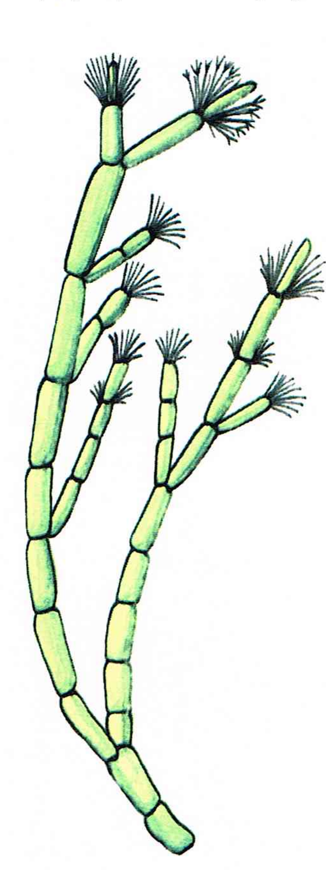
A l'exception de la famille des Cladophoracées, les Siphonocladales sont surtout des hôtes des mers chaudes ou tropicales. Le genre *Protosiphon* qui croît sur la terre humide au bord des mares a l'aspect d'un minuscule





▲ *En haut :* **Dasycladus clavaeformis** *(× 1). En bas :* **Batophora oerstedti** *(× 1). Deux thalles; celui de gauche porte des kystes dans la partie supérieure.*

▼ **Cymopolia barbata** *(×1).*



Valonia d'un demi-millimètre de diamètre. Son plaste pariétal réticulé renferme de nombreux pyrénoïdes. Comme *Valonia*, il est plurinucléé et peut, par division ségrégative, bourgeonner en donnant de jeunes thalles. On connaît des zoospores végétatives à deux flagelles et des gamètes isogames biflagellés. La méiose se fait lors de la germination du zygote polyédrique. Le cycle est monogénétique, haploïde. Les genres *Chlorochytrium* et *Phyllobium* sont des Algues endophytes dans les plantes aquatiques (lentilles d'eau, sphaignes) ; elles sont placées souvent parmi les Chlorococcales. Certains auteurs les rangent dans un ordre spécial des Chlorochytriales au voisinage des Siphonocladales.

Chez un *Chlorochytrium* d'eau douce, le thalle microscopique est logé dans les tissus de lentille d'eau : il a un plaste pariétal entier à nombreux pyrénoïdes et nombreux noyaux. Il se transforme en un gamétocyste produisant des isogamètes biflagellés. Chez *Phyllobium*, le thalle est filamenteux et porte des vésicules à plastes nombreux disposés radialement. Ces vésicules se transforment en gamétocystes. Le cycle est sans doute monogénétique, diploïde.

Dasycladales

Cet ordre renferme uniquement des Algues marines des mers chaudes : celles-ci souvent calcifiées sont bien conservées à l'état fossile. Elles apparaissent à l'Ordovicien, base du Silurien (400 millions d'années environ). On dénombre une soixantaine de genres fossiles, mais actuellement n'en subsistent qu'une dizaine.

Le thalle, le plus souvent uninucléé, a une structure cladomienne à pleuridies avec un axe dressé à ramifications verticillées de rameaux communiquant avec l'axe. La membrane renferme à la place de la cellulose du mannane. Les plastes sont pariétaux, isolés, sans pyrénoïde. L'amidon est remplacé par des fructosanes (inuline chez les *Acetabularia*). Le cycle est monogénétique diploïde, la méiose se plaçant lors de la formation des gamètes biflagellés. *Acetabularia mediterranea* est un bon exemple de Dasycladales. Cette Algue de 4 à 6 cm de hauteur a un axe calcifié fixé qui présente un très gros et unique noyau à sa base. Au sommet se développe un premier verticille de filaments très fins régulièrement ramifiés. Ce verticille fugace est remplacé par un nouveau verticille à filaments contigus donnant à l'Algue l'aspect d'une petite ombrelle. Le noyau se fragmente en petits noyaux qui émigrent dans les rayons de l'ombrelle et y forment des kystes uninucléés. Dans ces kystes, les noyaux se multiplient et donnent naissance soit directement à des zoospores biflagellées végétatives, soit après méiose à des gamètes anisogames. Par destruction de l'ombrelle maternelle, les kystes sont libérés, ils s'ouvriront par un opercule et émettront des zoospores ou des gamètes. Après fusion anisogamique, les zygotes formés redonneront de nouveaux thalles.

Chez *Dasycladus*, les thalles de 7 à 10 cm sont des cylindres dressés avec un axe et de très nombreux verticilles serrés les uns contre les autres en forme de goupillons. Les zoosporocystes ou gamétocystes placés à la première ramification du verticille donnent directement zoospores ou gamètes sans former de kystes.

Chez *Batophora*, les verticilles d'une dizaine de rayons sont très nettement séparés et possèdent à chacune de leurs ramifications des kystes composés comme chez *Acetabularia*. *Neomeris* et *Bornetella* sont en forme de massues calcifiées et montrent des verticilles serrés les uns contre les autres. Le premier genre a un seul kyste par ampoule fertile; le second libère des kystes composés à opercule.

Cymopolia est formé d'un filament épais, articulé, de 4 à 20 cm, à ramification dichotomique : chaque article est formé par un axe avec ses verticilles coalescents portant des kystes simples.

Codiales et Derbésiales

Dans cet ordre, nous placerons des Algues siphonées à nombreux noyaux et plastes pariétaux, discoïdes et séparés avec ou sans pyrénoïde. Ces Algues, toutes marines, n'ont jamais de division ségrégative. Nous étudierons les trois genres *Derbesia*, *Bryopsis* et *Codium*.

Derbesia a un thalle filamenteux siphoné diploïde plus ou moins ramifié qui porte des sporocystes globuleux. Après méiose, les sporocystes émettent des zoospores à couronne de flagelles (stéphanocontées). Ces zoospores germent en un gamétophyte haploïde en vésicule ovoïde de la grosseur d'un pois (dénommé *Halicystis*). Cet *Halicystis* produit des gamètes biflagellés; ceux-ci, par fusion isogamique, engendrent un zygote, origine du *Derbesia* filamenteux. Le cycle est donc digénétique hétéromorphe.

Les *Bryopsis* ont des thalles siphonés de 10 à 15 cm à ramification pennée dont les petits rameaux (pinnules) produisent des gamètes biflagellés. Chez *B. hypnoides* de Hollande, espèce monoïque, le thalle haploïde donne des gamètes biflagellés mâles et femelles dans le même gamétocyste. Après anisogamie, le zygote germe en un petit protonéma siphoné ramifié avec un gros noyau, protonéma qui reproduit le gamétophyte.

A Brest et à Banyuls, la même espèce a un comportement différent : le protonéma donne après méiose des zoospores stéphanocontées à un noyau qui germent en un gamétophyte haploïde. *Bryopsis plumosa*, espèce dioïque, a le même cycle que *B. hypnoides* de Hollande. Enfin, chez *B. halymeniae*, le zygote donne non un protonéma mais un macrothalle sporophyte diploïde ayant l'aspect d'un *Derbesia* et produisant des zoospores stéphanocontées après méiose.

Chez ces espèces, la phase haploïde a des membranes avec xylane tandis que la phase diploïde possède du mannane (les *Derbesia* et la phase *Halicystis* ont aussi des membranes à mannane). Ainsi le cycle du *Bryopsis* digénétique hétéromorphe est très comparable à celui des représentants du genre *Derbesia*; il n'y a donc désormais aucune utilité à conserver pour ces derniers un ordre spécial des *Derbesiales*.

Les *Codium* abondants sur nos côtes sont des Algues siphonées à cladomes multiaxiaux en cordons parfois ramifiés (*C. tomentosum* de plusieurs décimètres de long) ou en massue (*C. bursa* jusqu'à 30 cm de diamètre). Les filaments axiaux constituent une moelle incolore, et les pleuridies un cortex vert avec de nombreux plastes sans pyrénoïdes. Les filaments se terminent par des utricules qui portent à leur base des gamétocystes isolés par une cloison, et où se forment, après méiose, des gamètes biflagellés anisogames. La germination du zygote donne directement un nouveau *Codium*. Le cycle est monogénétique diploïde.

Caulerpales

Ces Algues siphonées strictement marines vivent uniquement dans les mers chaudes, surtout dans les régions tropicales. Elles sont caractérisées par le dimorphisme des plastes : à côté des plastes verts classiques se rencontrent des plastes incolores (leucoplastes ou amyloplastes) contenant un très gros grain d'amidon. De plus, les gamètes biflagellés ne se forment pas dans des gamétocystes spécialisés, mais l'Algue tout entière devient un gamétocyste, tout son protoplasme se transforme en gamètes (holocarpie), et, après leur émission, l'Algue n'est plus qu'un sac vide et mort. Le cycle est monogénétique diploïde, et, après fusion de gamètes iso- ou anisogames, le zygote à quatre flagelles redonne un thalle adulte.

Les *Caulerpa* ont des cladomes uniaxiaux avec une partie rampante fixée par des rhizoïdes ramifiés et une partie dressée de formes très variées : foliacée, pennée, vésiculeuse, en grappe, etc. Leur aspect rappelle parfois celui des plantes supérieures, d'où des noms d'espèces évocateurs : *cupressoides* (en forme de cyprès), *cactoides* (en forme de cactus), *sedoides* (en forme de sedum), etc. Les espèces sont monoïques ou dioïques. Les *Udotea* et les *Flabellaria* sont formés par des siphons dressés, ramifiés, groupés en lame pédonculée en forme d'éventail.

Les *Halimeda* très calcifiés ont un aspect de cactus à raquette *(Opuntia)*; leur structure dérive des cladomes multiaxiaux. Certaines plages tropicales où ils abondent sont recouvertes par les articles du thalle, ronds et plats, ayant jusqu'à 2 cm de diamètre.

Dichotomosiphonales

Ce petit ordre ne renferme que l'unique genre *Dichotomosiphon* vivant dans les eaux douces du monde entier, où il reste cependant toujours fort rare. Le thalle est formé de longs siphons cylindriques (plusieurs centimètres)

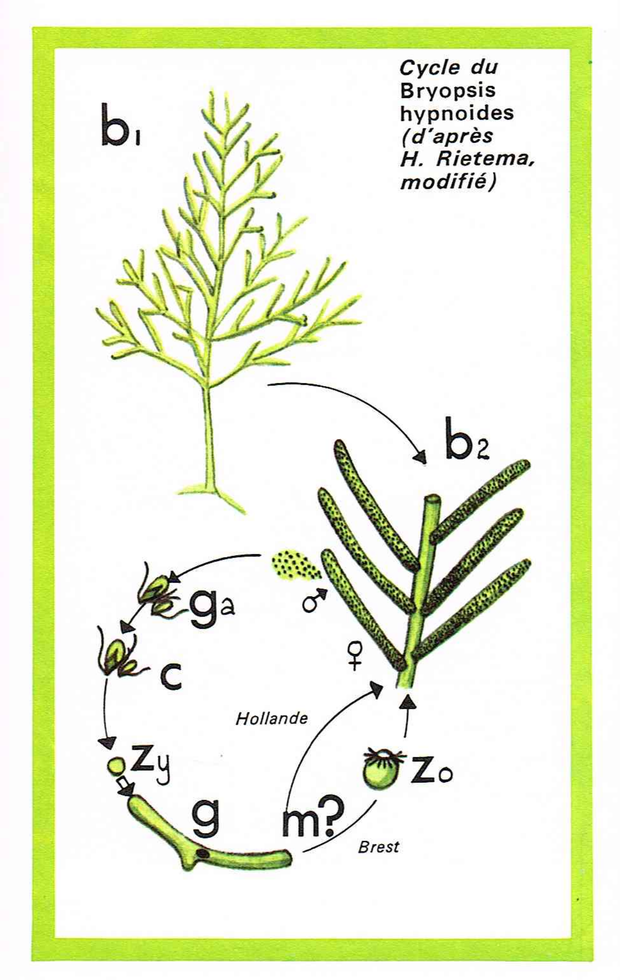
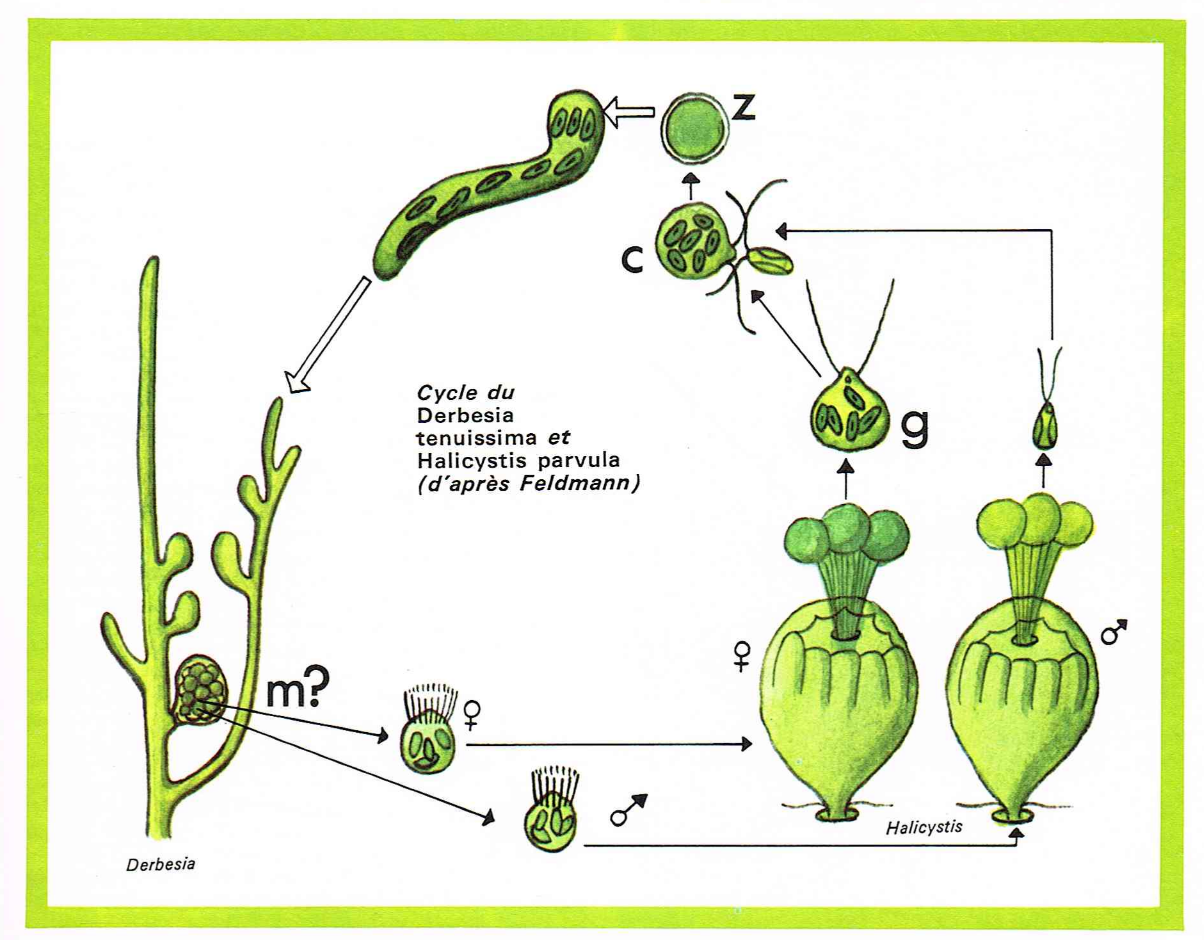




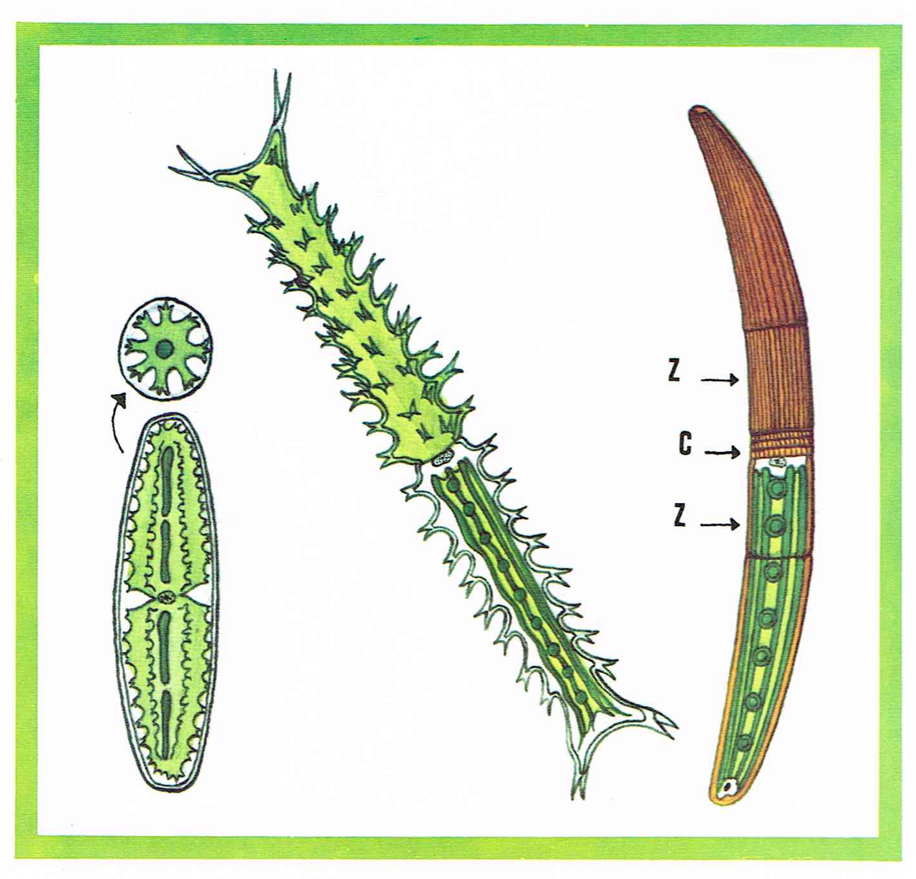
Photo J. Lecomte - C.N.R.S. - Laboratoire Arago - Banyuls-s.-Mer

▲ **Halimeda tuna**
(Caulerpales).

◄ *b_1 : thalle ; b_2 : thalle plus grossi ; ga : gamètes ; c : hétérogamie ; zy : zygote ; g : filament à noyau unique ; m ? : méiose ; zo : zoospore.*



◄ *g : gamètes ; c : gamie ; z : zygote ; m ? : méiose.*





M. Ricard

▲ *A gauche :* **Netrium digitus** *(espèce des eaux acides); en haut, section transversale de la cellule montrant le plaste creusé de sillons longitudinaux (× 300). A droite :* **Closterium intermedium** *(× 300), espèce des eaux acides à membrane jaune, striée, pourvue de ceintures (c) et de zones d'élongation (z). Au centre :* **Triploceras gracilis** *var.* **bidentatum**, *espèce des eaux douces d'Afrique (× 560).*

▶ **Dichotomosiphon tuberosum** *avec oospore.*

régulièrement ramifiés et fixés par des rhizoïdes incolores non cloisonnés. La membrane riche en xylane présente des constrictions aux endroits des ramifications. Les plastes montrent le même dimorphisme (hétéroplastie) que ceux des Caulerpales. La reproduction est oogamique. Ces Algues sont monoïques ; après cloisonnement du siphon, un apex se recourbe en crochet et se transforme en gamétocyste mâle producteur de petits gamètes mâles biflagellés ; dans le voisinage, un autre apex se gonfle, s'arrondit en sphère avec un bec saillant : c'est l'oogone dont l'oosphère sera fécondée par un gamète mâle. La place de la méiose est inconnue ainsi que le processus de germination du zygote. Comme on le voit par cette courte description, le mode de reproduction sexuée de *Dichotomosiphon* rappelle beaucoup celui des Xanthophycées du genre *Vaucheria*.

ZYGOPHYCÉES

Les Zygophycées ou Conjuguées sont des Algues vertes dulçaquicoles filamenteuses ou unicellulaires toujours dépourvues de cellules flagellées et caractérisées par la conjugaison de gamètes amiboïdes.

Les cellules toujours uninucléées sont haploïdes (cycle monogénétique). Lors de la reproduction sexuée, deux cellules se transforment en gamétocystes et donnent chacune un gamète sans flagelle (avec parfois des vésicules contractiles) ; ces gamètes mâles et femelles, isomorphes, fusionnent soit dans un des gamétocystes, soit dans le tube de copulation reliant les gamétocystes de sexe opposé, soit simplement entre les deux gamétocystes dans une enveloppe gélatineuse. Le zygote ainsi formé s'entoure d'une membrane épaisse, ornementée et le plus souvent à trois feuillets ; il germe après méiose, pour donner quatre spores haploïdes puis quatre thalles végétatifs. Il peut y avoir, suivant les genres, avortement de deux ou trois des noyaux formés lors de la germination du zygote et ainsi production seulement de deux ou d'un seul thalle. Les formes de résistance végétative, ou akinètes, sont connues chez certains genres. Les plastes verts, toujours avec pyrénoïde (sauf chez les rarissimes *Mougeotiopsis*), ont des formes très variées qui seront étudiées plus loin. La division végétative est du type normal chez les Zygnématales, mais, chez les Desmidiales à membrane bivalve, chaque cellule fille emporte une moitié de la membrane maternelle et reforme une nouvelle moitié.

Chez les Zygophycées, la structure de la membrane pecto-cellulosique permet la division de la classe en deux ordres :

1) *Zygnématales* à membrane sans pores ni ornementation ni suture médiane ;

2) *Desmidiales* à membrane percée de pores souvent ornementée de façon variée et à suture médiane.

La classe des Zygophycées avec ses cinquante genres et ses cinq mille espèces est la plus importante numériquement de toutes les classes de Chlorophytes.

Zygnématales

Deux séries se partagent cet ordre : des formes filamenteuses (famille des Zygnématacées) et des formes unicellulaires (famille des Mésotæniacées).

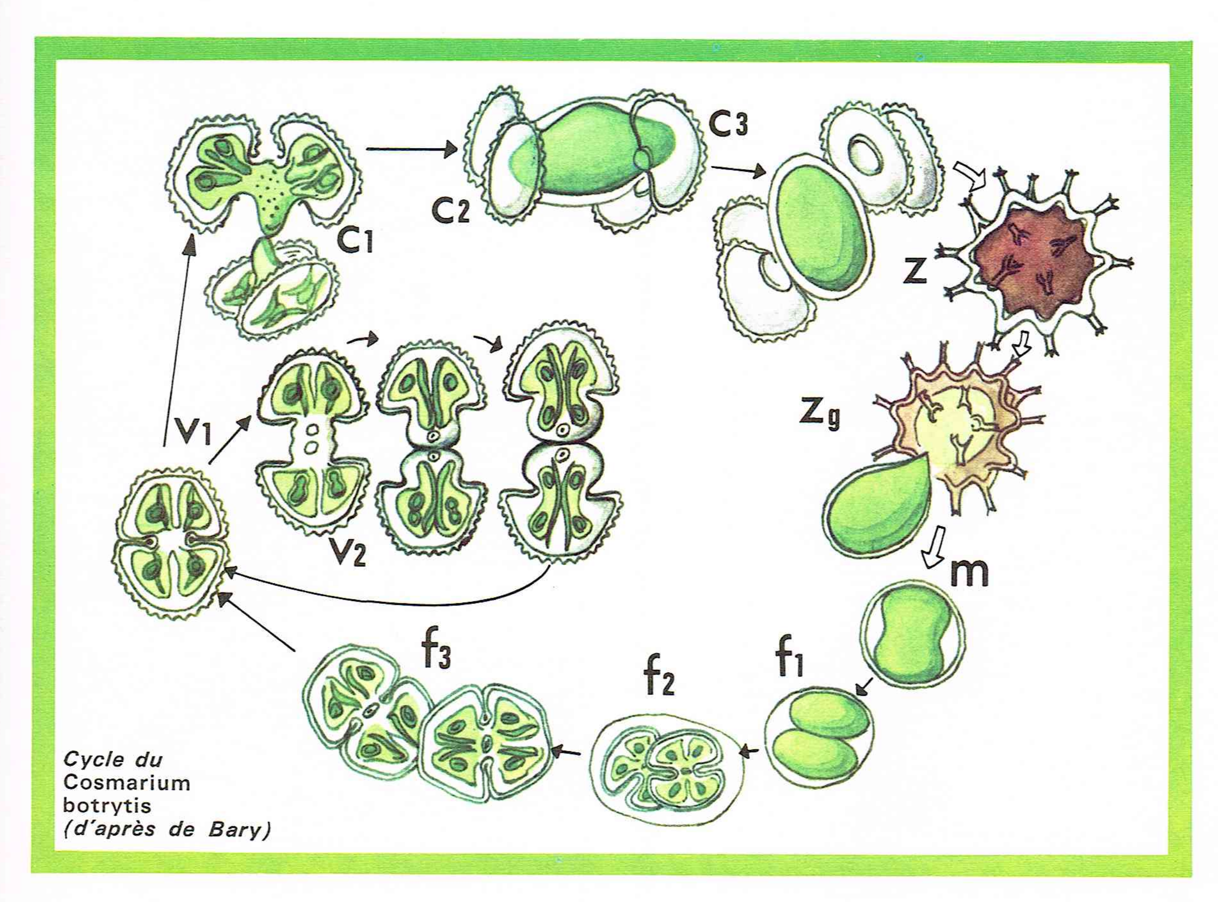
Dans les Zygnématacées, la structure du plaste permet de reconnaître divers genres. Les *Spirogyra* sont à plaste rubanné tordu en hélice et portant des pyrénoïdes. Suivant les espèces (trois cents environ), il y a un ou plusieurs plastes (jusqu'à seize) par cellule. La reproduction sexuée se fait par conjugaison, les zygotes se formant dans le gamétocyste femelle ou entre les deux gamétocystes : elle est *scalariforme* si elle se produit entre cellules de deux filaments différents (espèces dioïques), ou *latérale* (espèces monoïques) si deux cellules voisines du même filament fusionnent.

Les *Zygnema* (cent espèces) ont par cellule deux plastes étoilés séparés par le noyau. Le zygote après conjugaison scalariforme se forme soit dans le gamétocyste femelle, soit dans le canal de conjugaison.

Les *Mougeotia* (plus de cent espèces) ont un seul plaste en ruban plat avec nombreux pyrénoïdes s'étendant sur toute la longueur de la cellule et portant le noyau en son milieu. La conjugaison est identique à celle des *Zygnema*.

Dans les Zygnématacées, le zygote, après méiose et avortement de trois noyaux, germera en un seul thalle.

Chez les Mésotæniacées unicellulaires, en général, les quatre noyaux persisteront et le zygote donnera quatre



Cycle du Cosmarium botrytis *(d'après de Bary)*

◀ V_1 : *cellule adulte et sa division végétative* (V_2); C_1 : *début de la conjugaison, déboîtement des hémisomates des deux cellules copulantes et émission de gamètes;* C_2, C_3 : *formation du zygote;* Z : *zygote;* Zg : *germination du zygote et méiose (m);* f_1, f_2 : *première division;* f_3 : *formation des nouvelles cellules.*

▼ Micrasterias fimbriata *(Desmidiacées).*



Crumeyrolles

cellules végétatives. Nous citerons pour cette famille le genre *Mesotaenium* à petites cellules ellipsoïdales et plaste à un ou deux pyrénoïdes en lame plate, *Spirotaenia* à plaste hélicoïdal rappelant celui des *Spirogyra*. Chez *Cylindrocystis* et *Netrium*, nous aurons des cellules cylindriques ou fusiformes renflées avec deux plastes séparés par le noyau médian. Ces plastes sont des cylindres dont l'axe est occupé par un chapelet de pyrénoïdes et dont la surface est creusée de sillons longitudinaux (de six à dix). Les crêtes saillantes de ce plaste massif sont elles-mêmes découpées. Ainsi, en section transversale, le plaste apparaît étoilé.

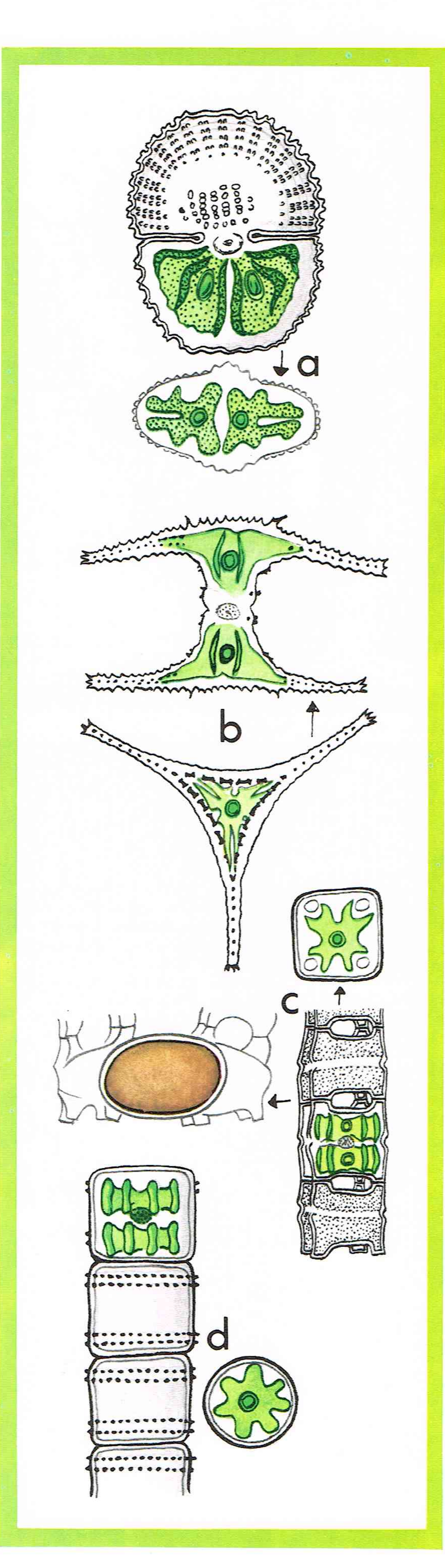
Les Zygnématales croissent dans les eaux douces, ruisseaux et eaux stagnantes, mares, lacs et étangs. Certaines préfèrent les eaux acides des tourbières à sphaignes *(Netrium, Cylindrocystis)*.

Les *Mesotaenium* ont une vie subaérienne sur les rochers humides. Les *Zygnema*, du groupe *Zygogonium*, vivent sur les sols tourbeux ou les berges des marais acides qu'elles colorent en rouge violacé car leur suc vacuolaire est de teinte pourpre.

Desmidiales

Ces Algues unicellulaires ou réunies en chaîne coloniale sont caractérisées par leur membrane poreuse en deux pièces ou deux valves égales. La ligne de jonction (ou d'agrafage) des deux valves est bien visible et forme une suture ou isthme partageant la cellule en deux parties égales : les *hémisomates*. Le noyau est toujours placé dans l'isthme. Lors de la division végétative, les deux valves se séparent. Le noyau se divise, et chaque hémisomate produit un nouvel hémisomate avec une nouvelle valve membranaire. Ainsi, dans chaque cellule, les deux hémisomates sont d'âge différent et appartiennent à deux générations. Lors de la reproduction sexuée, deux cellules se rapprochent, s'entourent parfois d'une enveloppe mucilagineuse, puis les valves de la membrane s'écartent et libèrent le contenu qui se transforme en gamète amiboïde : les gamètes fusionnent et le zygote se revêt d'une membrane épaisse souvent ornée; les quatre valves membranaires des cellules copulantes coiffent le zygote en adhérant à l'enveloppe mucilagineuse. A la germination, le zygote donnera le plus souvent deux nouvelles cellules après méiose et avortement de deux noyaux.

▶ *De haut en bas :*
a. - Cosmarium binum, *espèce d'eau douce. Vue de face : un hémisomate avec son ornementation, l'autre avec les plastes ; vue par le dessus montrant la structure des plastes (× 880).*
b. - Staurastrum sebaldi *var.* ornatum, *espèce d'eau douce, vue de face et vue par le dessus (× 395).*
c. - Desmidium baileyi, *espèce d'eau douce ; trois cellules d'un filament, surmontées d'une cellule vue par le dessus ; à gauche : formation du zygote (× 600).*
d. - Hyalotheca mucosa, *espèce d'eau douce. Fragment du filament avec trois cellules, et, à droite, vue par le dessus montrant la forme du plaste (× 1 000).*



Les *Desmidiales*, avec une trentaine de genres et quatre mille espèces, peuvent être divisées en deux familles : Les *Clostériacées* à cellules dont les valves membranaires ne sont pas agrafées l'une à l'autre et peuvent subir des phénomènes d'élongation ; les *Desmidiacées* où les deux valves sont agrafées par leurs extrémités recourbées et qui ne subissent pas d'élongation.

Dans les *Clostériacées*, nous citerons les *Closterium* en forme de croissants plus ou moins recourbés et à plaste central massif en cylindre à crêtes longitudinales et série axiale de pyrénoïdes. L'apex cellulaire se termine par une vacuole où s'agitent, sur le vivant, de petits cristaux de gypse. La membrane, souvent de couleur jaune par incrustation de sels de fer, est lisse ou striée longitudinalement et porte de nombreux pores.

Les *Gonatozygon* sont en bâtonnets cylindriques à pôles un peu dilatés. Leur membrane ne montre que difficilement la suture médiane et les zones d'élongation. Elle est ornée de granules ou d'épines. Le plaste est une lame irrégulièrement tordue.

Dans la famille des *Desmidiacées,* nous trouvons une grande variété de formes cellulaires.

Les *Pleurotaenium* et les *Triploceras* sont des longs bâtonnets cylindriques avec un sillon transversal médian qui sépare bien nettement les deux hémisomates. Le premier genre a souvent une couronne de perles ou d'épines courtes à ses deux pôles. Les plastes sont des rubans pariétaux longitudinaux avec pyrénoïde. Chez *Triploceras,* toute la cellule est ornée de verticilles réguliers de courtes épines, et le plaste est central.

Chez les *Cosmarium,* la cellule est fort resserrée en son milieu par le rétrécissement isthmal séparant les deux hémisomates. Le contour général est arrondi et la cellule plus ou moins aplatie en vue apicale. La forme du plaste et le nombre des pyrénoïdes varient avec l'espèce. Souvent les espèces ayant un pyrénoïde par hémisomate ont un plaste en lame double. Ce genre très nombreux (mille cinq cents espèces) offre une grande variété de formes et d'ornementation.

Les *Euastrum* sont des *Cosmarium* à fente apicale et tumeurs renflées disposés régulièrement. Les *Xanthidium* ont des hémisomates à contour polygonal, à ornementation centrale et pourvus de longues épines marginales.

Les *Micrasterias* sont les Desmidiacées les plus décoratives avec leurs grandes cellules (jusqu'à 200 μ de diamètre) arrondies en disques plats, très régulièrement découpées et parfois ornées de lignes d'épines.

Les *Staurastrum* (plus de mille deux cents espèces) ont les hémisomates plus ou moins pyramidaux, à base triangulaire ou polygonale ; l'isthme réunissant les hémisomates est bien marqué. Souvent les angles de la base de la pyramide s'allongent en bras denticulés ou épineux. Dans les cas les plus simples, le plaste de l'hémisomate, centré sur un pyrénoïde, envoie une double lame dans chacun des bras. Nous trouverons dans ce genre des cellules de taille, de forme et d'ornementation très variées.

Parmi les Desmidiacées coloniales, nous citerons les *Spondylosium,* chaîne de petits *Cosmarium* disposés en série linéaire, *Bambusina* dont les cellules légèrement renflées dans la partie isthmale ressemblent à des nœuds de bambou, *Desmidium* à cellule à section elliptique, triangulaire ou carrée et à isthme indiqué par une petite encoche médiane, *Hyalotheca* où parfois le retrécissement isthmal disparaît presque entièrement.

Signalons les *Cosmocladium* dont les colonies gélatineuses ressemblent à de petits *Cosmarium* réunis par des cordons gélatineux à disposition ramifiée arbusculaire.

Les *Oocardium,* à minuscules cellules ovoïdes de moins de 20 μ de longueur et logées dans des tubes gélatineux imprégnés de calcaire, constituent dans les ruisseaux de montagne des colonies en coussinet de 1 à 2 mm de diamètre. Celles-ci, confluentes, arrivent à construire des tufs épais de plusieurs centimètres.

Les Desmidiales sont surtout des Algues des eaux acides des tourbières et ont une grande importance écologique et biogéographique. Tout comme les Diatomées, leur présence donne des renseignements précis sur les caractères biochimiques des eaux où elles croissent. Certaines espèces, certains genres même (*Triploceras* par exemple) ont des aires géographiques restreintes et bien connues. On a pu ainsi distinguer des Desmidiacées alpines ou arcticoalpines, des formes tropicales du Nouveau et de l'Ancien Monde, bien différentes des espèces

cosmopolites. Les populations de Desmidiales sont liées à un milieu précis, et, dans des biotopes identiques, on retrouve souvent les mêmes groupements (ou associations) d'Algues ; elles font partie, avec les *Cosmarium* et surtout les *Staurastrum*, du phytoplancton de lacs oligotrophes et dystrophes et sont fort sensibles à l'eutrophisation ou à la pollution de ces eaux.

Elles se cultivent assez bien en laboratoire, mais ne présentent pas l'intérêt alimentaire des Chlorococcales *(Chlorella)*. Cependant les cultures ont permis de mettre en évidence l'influence de la lumière (intensité, couleur, durée de l'illumination) sur le déclenchement de la conjugaison. Ainsi *Closterium moniliforme* a besoin de dix-huit heures de lumière blanche journalière pour former ses gamètes. Dans la nature, les conjugaisons de Desmidiales sont toujours rares. Les zygotes s'observent beaucoup plus souvent chez les Zygnématacées, surtout à la fin de l'été, c'est-à-dire en jours longs, et semblent favorisés par la dessiccation progressive des mares.

CHAROPHYTES

Les Charophytes, avec la classe unique des Charophycées, sont des Algues vertes d'eau douce ou d'eau saumâtre ; elles sont de grande taille (parfois 50 cm à 1 m), faciles à reconnaître par leur aspect particulier, axe et verticelles, rappelant le port des Prêles ou des Cératophylles.

L'Algue a une organisation cladomienne typique avec axe, parfois cortiqué, et pleuridies.

L'axe a une croissance apicale : la cellule initiale donne par division, alternativement, une cellule nodale et une cellule internodale. Cette dernière s'allonge et se cloisonne perpendiculairement à l'axe, tandis que la nodale se divise parallèlement à l'axe. Ainsi la « tige » ou axe à croissance indéfinie est formée d'entre-nœuds allongés, séparés par des nœuds à cellules courtes avec des cellules centrales entourées de six à dix cellules péricentrales qui engendrent six à dix pleuridies à croissance limitée. Les cellules internodales subissent des mitoses répétées, mais sans cloisonnement, et donnent ainsi les entre-nœuds siphonés très longs (jusqu'à 20 cm).

Le cortex qui entoure l'entre-nœud est formé par de longs filaments longitudinaux provenant des cellules nodales des nœuds supérieur et inférieur. Ces filaments sont tordus en hélice.

Les cellules ont des plastes pariétaux, discoïdaux, sans pyrénoïde.

Reproduction sexuée

Les gamétocystes mâles, anthéridies ou *globules*, et les gamétocystes femelles ou *nucules* croissent sur les nœuds des verticilles. Ils sont de grande taille et atteignent presque le millimètre.

Le *globule* de couleur orangée ou rouge est une petite sphère limitée par huit valves triangulaires à bords dentelés ou *écussons*. Le pédicelle qui fixe le globule au rameau pénètre jusqu'au centre de la sphère et porte huit piliers rayonnants ou *manubriums* qui atteignent chacun le centre d'un écusson. Chaque manubrium, dans sa partie centrale, est coiffé par une cellule, le *capitulum*, qui produit six bouquets de quatre filaments anthéridiens, très fins, très longs et enchevêtrés, ayant environ deux cents petites logettes qui donnent chacune un anthérozoïde.

Le *nucule* est formé par une oosphère entourée d'un cortex de cinq cellules tordues en hélice. A leur sommet par une ou deux divisions, ces cellules donnent la *coronule* à cinq cellules *(Chara)* ou cinq paires de cellules *(Nitella)*. A maturité sexuelle, le globule se dissocie, les écussons se séparent et les anthérozoïdes tordus en hélice et animés par deux longs flagelles sont libérés. Ces gamètes mâles ressemblent beaucoup à ceux des Mousses ; le microscope électronique a permis de déceler sur ces gamètes et sur leurs flagelles de petites écailles organiques rappelant celles qui recouvrent les *Prasinophycées* ou certaines Chrysophycées à haptonema.

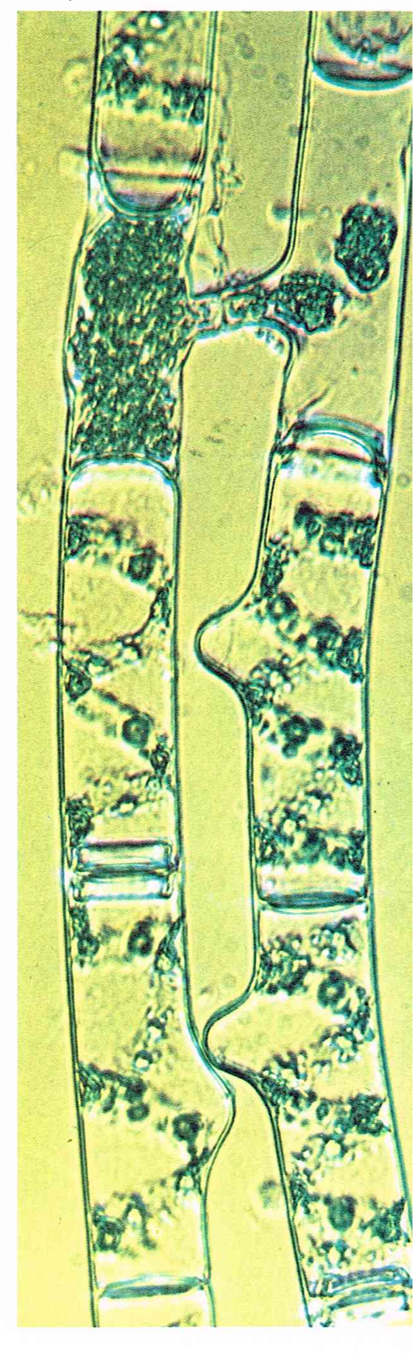
Après fécondation l'œuf passe à l'état de repos et germe. Le noyau, après méiose, donne quatre noyaux haploïdes dont un seul est fertile. Un cloisonnement se produit, séparant une petite cellule supérieure à noyau fertile d'une grosse cellule basale, nourricière à trois noyaux. Cette cellule apicale va se diviser en deux, et naîtront deux tubes : un rhizoïde incolore et un protonema vert. Sur le premier nœud du protonema apparaîtra un axe dressé et des rhizoïdes secondaires. Le cycle monogénétique haploïde sera bouclé.

Les Charophycées renferment six genres et un grand nombre d'espèces et de variétés (près de quatre cents unités systématiques). Les *Chara* vivent dans les eaux alcalines : leur membrane est incrustée de calcaire ; leur oogone porte une coronule de cinq cellules, et, en général, les axes sont cortiqués. Chez les *Nitella* des eaux acides, le cortex n'existe pas, il n'y a pas d'incrustation calcaire, et la couronne de l'oogone est à dix cellules.

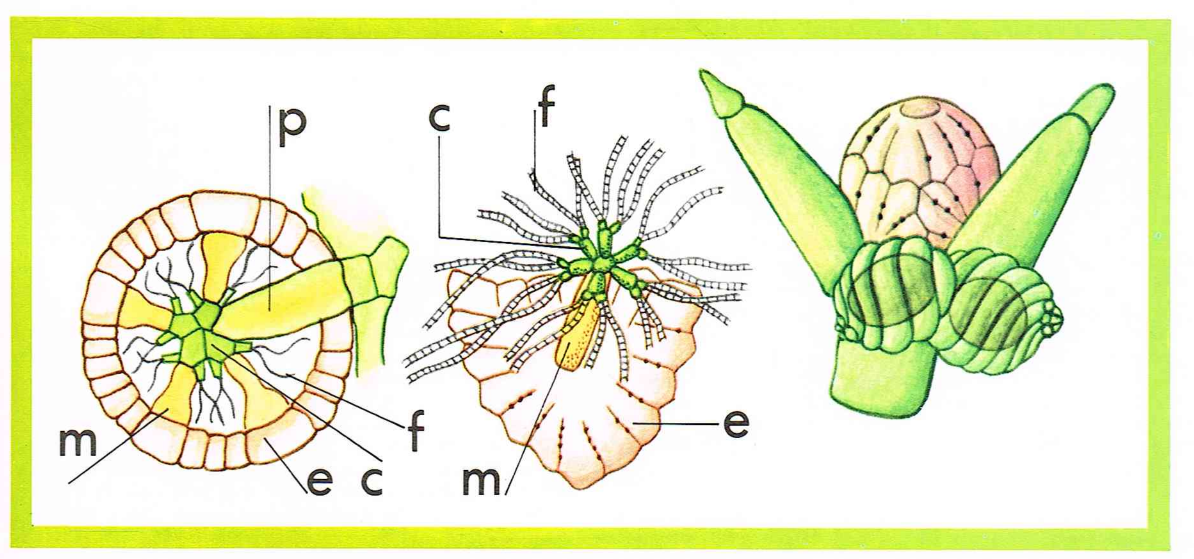
Les Charophytes forment souvent de véritables prairies sur le fond des étangs ou des mares ; certains lacs alpins ont en bordure une ceinture submergée de *Chara*.

Signalons que quelques espèces de *Chara* et de *Nitella* rejettent dans l'eau des produits de leur métabolisme qui sont toxiques pour les larves de moustiques et d'anophèles. Les Charophytes sont des Végétaux très anciens dont les œufs se fossilisent aisément : il n'est pas rare d'en trouver dans les meulières d'eau douce du Bassin parisien. Les formes connues les plus anciennes remontent au Dévonien inférieur (plus de trois cents millions d'années). Comme on le voit par cette courte étude, le groupe des Charophytes est très évolué, et la structure complexe de leur thalle et surtout de leurs organes sexuels en fait des organismes bien différents des Chlorophytes et qui annoncent déjà les Cormophytes.


Crumeyrolles



▲ **Spirogyra *(Zygnématales) en voie de conjugaison.***



◄ ***De gauche à droite :*** **Chara vulgaris *(× 130), anthéridie d'après Smith. p : pédicelle ;* m : manubrium ; c : capitulum ; *f : filament à anthérozoïdes incomplètement développés ; e : écusson.* Chara vulgaris, *un écusson détaché du globule mâle (d'après Bourrelly)* [× *160*]. Nitella translucens *(× 690), une anthéridie et deux oogones.***



C. Raimond Dityvan - Viva

▲ *Récolte du goémon en Bretagne. Les populations côtières ont, de tous temps, su exploiter les richesses de la mer.*

BIBLIOGRAPHIE

BOURRELLY P., *Recherches sur les Chrysophycées,* Rev. Algolog. Mém. Hors Série, 1, 1957, Bibl. Phycol., 12, 1971 ; *Les Algues d'eau douce,* t. I, II, III, Paris, 1966, 1968, 1970. - BUTCHER R. W., *An Introductory Account of the Smaller Algæ of British Coastal Waters,* Part I, IV, VIII, Fisher. Invest., ser. IV, London, 1959, 1967, 1961 (Chlorophyceæ, Euglenophyceæ, Cryptophyceæ). - CHADEFAUD M., *Traité de botanique,* t. I, « Les Végétaux non vasculaires », Paris, 1960. - CHAPMAN V. J., *Seaweeds and their Uses,* Londres, 1961, rééd. 1970. - CHRISTENSEN T., *« Alger »,* in T. BOCHER, M. LANGE et T. SŒRENSEN, *Botanik,* vol. II, fasc. II, Copenhague, 1962. - CORILLION R., *Les Charophycées de France et d'Europe occidentale,* Rennes, 1957. - FELDMANN J., « Les Algues », in *Précis de botanique,* Paris, 1963. - FELDMANN J. (Dir.), « Colloque sur les cycles sexuels et l'alternance de générations chez les Algues », in *Mém. Soc. bot. France,* 1972. - FOTT B., *Algenkunde,* Iena, 1971 ; *Das Phytoplankton des Süsswassers,* 6, Die Binnengewässer, 16, Leipzig, 1972. - FRITSCH F. E., *The Structure and Reproduction of the Algæ,* 2 vol., Cambridge, 1935-1945. - GAUTHIER-LIEVRE L., *Œdogoniacées africaines,* Weinheim, 1963-64. - GAYRAL P., *Les Algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Notions fondamentales sur l'écologie, la biologie et la systématique des Algues marines,* Paris, 1966. - GEMEINHARDT K., *Œdogoniales in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora,* 12, Leipzig, 1939. - HAMEL G., *Phéophycées de France,* Paris, 1931-1939. - HENDEY N. I., *An Introductory Account of the Smaller Algæ of British Coastal Waters,* Part V, Fisher. Invest., ser. IV, London, 1964 (Bacillariophyceæ). - HUBER-PESTALOZZI G., *Das Phytoplankton des Süsswassers,* 1, 2, 3, 4, 5, Die Binnengewässer, Bd. XVI, Stuttgart, 1938-1961. - HUSTEDT F., *Die Kieselalgen in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora,* 7, t. I, II, III, Leipzig, 1930-1966. - JONSSON S., *Recherches sur les Cladophoracées marines,* Ann. sc. nat. Bot., 12e sér., 3, 1962. - KRIEGER W., *Die Desmidiaceen in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora,* 13, 1, 2, Leipzig, 1937-39. - KYLIN H., *Die Gattungen der Rhodophyceen,* Lund, 1956. - LEEDALE, G. F., *Euglenoid Flagellates,* Englewood Cliffs, N. J., USA, 1967. - LEWIN R. A. (Ed.), *Physiology and Biochemistry of Algæ,* New York, Londres, 1962. - MAGNE F., « Recherches caryologiques sur les Floridées (Rhodophycées) » in *Cah. Biol. mar.,* t. V, 1965. - MANTON I., *Observations on the Biology and Micro-anatomy of Chrysochromulina Megacylindra Leadb.,* Brit. phycol. J., 7, 1972. - MIGNOT J. P., *Structure et ultrastructure de quelques Euglénomonadines,* Protistologica, 2, 3, 1966. - OLTMANNS F., *Morphologie und biologie der Algen,* 3 vol., Iena, 1922-23. - PARKE M., *Three Species of Halosphæra,* J. mar. biol. Ass. U. K., 45, 1965 ; *The Production of Calcareous Elements by Benthic Algæ Belonging to the Class Haptophyceæ (Chrysophyta),* Proceed. II plankt. conf. Roma, 1970. - PASCHER A., *Heterokonten in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora,* 11, Leipzig, 1937-1939. - PERAGALLO H. et M., *Diatomées marines de France,* 2 vol., Grez s/Loing, 1897-1908. - PRINTZ H., *Chlorophyceæ in Engler Pflanzenfamilien,* 3, Leipzig, 1927 ; *Die Chætophoralen der Binnengewässer,* Hydrobiologia, 24, 1964. - ROUND F. E., *The Taxonomy of the Chlorophyta,* II. Br. phycol. J. 6, 2, 1971. - SCAGEL R. F., « The Pheophyceæ in Perspective », in *Oceanogr. and mar. biol.,* Rev. nº 4, 1966. - SCAGEL R. F. et coll., *An Evolutionary Survey of the Plant Kingdom,* Belmont, California, 1967. - SCHILLER J., *Dinoflagellatæ (Peridineæ) in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora,* 10, 3, 2 vol., 1933-37, Leipzig. - TRANSEAU E. N., *The Zygnemataceæ,* Columbus, 1951. - TREGOUBOFF G. et ROSE M., *Manuel de planctonologie méditerranéenne,* 2 vol., C.N.R.S., Paris, 1957. - WOOD R. D. et IMAHORI K., *A Revision of the Characeæ,* 2 vol., Weinheim, 1964-65. - SMITH G. M., *Cryptogamic Botany,* 2e éd., vol. I, « Algæ and Fungi », New York, 1955.



T. Poggio

▲ *Les coprins micacés (Coprinus micaceus), qui poussent généralement en touffes denses au printemps et jusqu'en automne, appartiennent au groupe des Champignons dits « supérieurs ». Ces derniers ne sont qu'une partie d'un vaste ensemble dans lequel entrent les mildious, les rouilles, les charbons, les moisissures et un grand nombre d'organismes microscopiques.*

LES CHAMPIGNONS

Le terme de *Champignon* évoque des productions végétales de formes et d'aspects divers, mais le plus souvent constituées d'un pied surmonté d'un chapeau abritant des lamelles ou des tubes, et recherchées pour leurs qualités gustatives ou redoutées pour leur caractère toxique ou vénéneux. C'est aussi la signification originelle du vocable latin *fungus* (pluriel *fungi*) que certains auteurs rapprochent du grec σπόγγος, éponge, par allusion à la consistance de la plupart des Champignons, alors que d'autres suggèrent l'étymologie *funus*, funérailles, et *ago*, je conduis, traduisant la crainte du Champignon mortel, l'amanite phalloïde, responsable, dit-on, de la mort de l'empereur Claude. On ne reconnaissait alors, et jusqu'au XVII[e] siècle, que deux classes de Champignons : *Fungi esculenti* et *Fungi perniciosi*, les comestibles et les dangereux. Avec l'apparition de techniques d'observation plus fines et les progrès de l'esprit scientifique, la notion de Champignon s'est peu à peu précisée, et l'on a reconnu les affinités profondes entre des organismes aussi dissemblables que les mildious, rouilles et charbons des Végétaux, les moisissures et de multiples formations microscopiques, et les Champignons dits « supérieurs », eux-mêmes très variés : agarics, bolets, polypores, hydnes et clavaires, pézizes et morilles, truffes, etc. Actuellement, le domaine des Champignons recouvre un vaste ensemble d'organismes de structures et de caractères biologiques extrêmement diversifiés, probablement plus important en nombre d'individus et peut-être d'espèces que celui des plantes à fleurs. En langage scientifique, on les désigne sous le nom de *Mycètes* ou *Mycophytes*, du grec μύκης, Champignon ; la discipline qui traite des Champignons est la *mycologie*, et les spécialistes qui se consacrent à leur étude sont des mycologues. La racine grecque se retrouve dans les termes de mycose et de mycétome, appliqués à des maladies de l'homme ou des Animaux provoquées par des Champignons, et dans la plupart des noms composés du vocabulaire mycologique, tandis que le radical latin a fourni les adjectifs fongique, fongicole, etc., et sert à désigner les substances nocives utilisées pour détruire les Champignons, ou *fongicides*.

Définition et limites du groupe

Considérés classiquement comme des Végétaux, les Champignons sont des plantes non vasculaires, dépourvues de système différencié pour la circulation de l'eau et des substances nutritives. Leur appareil végétatif les apparente aux Algues ; c'est un *thalle*, unicellulaire chez les formes les plus simples, ou organisé en structures plus ou moins complexes, spécialisées selon leurs fonctions, mais dont tous les éléments sont potentiellement équivalents : ainsi chaque cellule du thalle végétatif peut éventuellement fonctionner comme élément reproducteur. Ce sont des organismes *eucaryotes*, possédant un noyau organisé et des organelles séparés du cytoplasme par des membranes propres ; ils s'opposent ainsi aux Bactéries et aux Cyanophycées procaryotes dont la substance nucléaire n'est pas distribuée en chromosomes, ni délimitée par une membrane. Les Actinomycètes, dont le thalle est morphologiquement comparable à celui des Champignons, et qui partagent souvent leur habitat, ont été fréquemment traités comme tels ; dans l'état actuel de nos connaissances, ce sont pourtant des Procaryotes, rapportés maintenant aux Schizophytes, à côté des Bactéries. A la différence des Algues, les Champignons sont dépourvus de chlorophylle ou de tout autre pigment assimilateur permettant l'élaboration de composés organiques à partir de gaz carbonique et d'eau, à la lumière solaire, par photosynthèse. En conséquence, ce sont des organismes *hétérotrophes ;* ils empruntent au milieu extérieur les substances organiques oxydables qui sont pour eux à la fois sources d'énergie et pourvoyeurs de carbone. Ils sont appelés saprophytes s'ils se nourrissent de

Tableau comparatif des systèmes actuels de classification des Champignons

Dictionary of Fungi (1971)	*Heim (1953)*	*Chadefaud (1960)*	*Gäumann (1964)*
MYXOMYCOTA			
1. Acrasiomycètes *2. Hydromyxomycètes* *3. Myxomycètes* *4. Plasmodiophoromycètes*	*Myxomycètes*		
EUMYCOTA			
Mastigomycétinés		**Champignons à zoïdes :**	*Archimycètes (4,5 p.p.)*
5. Chytridiomycètes *6. Hyphochytridiomycètes* *7. Oomycètes*	*Archimycètes (5-6)* *Oomycètes*	*Phycomycètes (5-6)* *Myxomycètes (1-4)* *Trichomycètes (9)*	*Phycomycètes (5 p.p., 6-8)*
Zygomycotinés		**sans zoïdes :**	
8. Zygomycètes *9. Trichomycètes*	*Zygomycètes (8)*	*Zygomycètes (8)*	
Ascomycotinés	*Ascomycètes*	*Ascomycètes*	*Ascomycètes*
10. Hemiascomycètes *11. Plectomycètes* *12. Pyrénomycètes* *13. Discomycètes* *14. Laboulbeniomycètes* *15. Loculoascomycètes*	*Hémiascomycètes* *Euascomycètes :* *Plectomycètes* *Pyrénomycètes (12, 15)* *Discomycètes*	*Hémiascomycètes* *périsporiés et plectascés (11)* *Pyrénomycètes :* *ascohyméniaux (12)* *ascoloculaires (15)* *Discomycètes* *Laboulbéniomycètes*	***sous-classes :*** *Prototuniqués (10 p.p., 11 p.p., 14)* *Eutuniqués* *sous-groupes :* *unituniqués (10 p.p., 11 p.p., 12, 13)* *bituniqués (15)*
Basidiomycotinés	*Basidiomycètes*	*Basidiomycètes*	*Basidiomycètes* ***sous-classes :***
16. Téliomycètes *17. Hyménomycètes* a) *Phragmobasidiomycétidés* b) *Holobasidiomycétidés* *18. Gastéromycètes*	*Hétérobasidiés (16, 17a)* *Homobasidiés (17b, 18)*	*Archéobasidiés (16)* *Néobasidiés :* *hétérobasidiés (17a)* *homobasidiés (17b, 18)*	*Phragmobasidiomycètes (16, 17a)* *Holobasidiomycètes (17b, 18)*
Deutéromycotinés	*Adélomycètes*		*Fungi imperfecti*
19. Blastomycètes *20. Hyphomycètes* *21. Cœlomycètes*			

*Les suffixes **mycota, mycotinés, mycètes, mycétidés** désignent respectivement, dans le Dictionnaire, les divisions, subdivisions, classes et sous-classes.*

Page ci-contre : ▶ ***Oreille de Judas*** **(Auricularia auricula-Judae).** ***Le Champignon se présente sous la forme de coupes irrégulières qui peuvent mesurer jusqu'à 10 cm de largeur.*** ▼ **Clavaria aurea,** ***espèce assez répandue dans nos bois en été et en automne.***

Hervé Chaumeton - Jacana



substances inertes : organismes morts, débris animaux ou végétaux, déchets divers, produits alimentaires ou industriels ; les parasites, au contraire, subsistent aux dépens d'hôtes vivants, certains en parasites stricts, d'autres capables, suivant les circonstances, de végéter en parasites ou en saprophytes ; enfin, certains Champignons établissent avec leurs hôtes des associations symbiotiques, à bénéfices réciproques.

A la limite du monde animal et du monde végétal, les Myxomycètes se nourrissent par phagocytose, en ingérant des particules alimentaires comme le font les Protozoaires. Outre ces critères fondamentaux qui les définissent comme des Thallophytes eucaryotes hétérotrophes, les Champignons possèdent peu de caractères absolument constants dans tout ce vaste groupe. La paroi des cellules, lorsqu'elle existe, est de nature principalement chitinoïde, mais parfois cellulosique (Oomycètes). Comme tous les Thallophytes, les Champignons se reproduisent par des *spores*, uni- ou pluricellulaires, fondamentalement différentes de la graine embryonnée des plantes supérieures ; elles apparaissent au cours d'un cycle végétatif qui peut être simple ou complexe, impliquant ou non des phénomènes sexuels ; elles se forment à partir d'éléments non spécialisés du thalle, ou sur des *sporophores*, ou dans des *sporocarpes* microscopiques ou macroscopiques plus ou moins différenciés. Il est essentiel de souligner qu'à la différence des Végétaux aussi bien que des Animaux, les Champignons, même dans leurs structures les plus complexes, n'édifient jamais de véritables tissus. C'est un des arguments sur lesquels se fondent les systématiciens modernes pour considérer que ces organismes n'appartiennent ni au règne végétal, ni au règne animal, mais doivent être élevés au rang d'un troisième règne, aussi important et aussi original que les deux divisions classiques du monde vivant.

A l'intérieur du groupe ainsi défini, des différences fondamentales affectant la morphologie, la structure cellulaire, le mode de nutrition imposent une coupure en deux divisions : les *Myxomycota* (Myxobiontes, Myxomycètes au sens large) et les *Eumycota* (Eumycètes, Champignons proprement dits).

Les Myxomycota, autrefois appelés Mycétozoaires (Champignons-Animaux), d'affinité incertaine, peut-être apparentés aux Protozoaires, sont caractérisés par une phase végétative dépourvue de membrane : plasmode plurinucléé chez les Myxomycètes proprement dits, cellule amiboïde ou agrégat de cellules (pseudo-plasmode) chez les formes dites « cellulaires » ; la plupart sont capables d'ingérer des particules alimentaires solides, par phagocytose. Les Eumycota, d'autre part, sont soit cellulaires, soit, le plus souvent, de structure filamenteuse, presque toujours pourvus d'une paroi rigide pendant tout le déroulement de leur cycle vital ; ils se nourrissent par absorption, grâce à la sécrétion d'exoenzymes qui digèrent les substances nutritives fournies par le substrat. Nous préciserons ces caractères distinctifs en étudiant séparément chacune de ces divisions. Déjà il apparaît douteux que les Myxomycota et les Eumycota soient étroitement apparentés, bien que certaines formes (Plasmodiophorales) aient été classées, selon les auteurs, près des Myxomycètes ou parmi les Champignons à zoospores.

A. E. Mc. R. Pearce





Claude Nardin - Jacana

MYXOMYCOTA

▲ **Lycogala epidendrum** *(Myxomycètes), espèce très commune : les sporocarpes apparaissent au printemps à la base des troncs ou sur le bois pourri, en forêt.*

Comme le suggère l'étymologie (du grec μύξα, mucosité, et μύκης, Champignon), la division des Myxomycota groupe des Champignons de consistance muqueuse ou glaireuse, ce qui signifie que leur forme végétative est un protoplasme nu, déformable, dépourvu de membrane rigide.

Selon les estimations les plus récentes, elle compte environ quatre-vingt-dix genres (et autant de synonymes) et un peu moins de cinq cents espèces. C'est donc un groupe important d'organismes, dont les plus répandus et les mieux connus sont les Myxomycètes, saprophytes communs des bois en décomposition, de la terre humide, des déchets organiques ; mais il comprend aussi un bon nombre d'autres espèces d'organisation plus ou moins complexe et d'habitat différent. Selon ces critères, on divise actuellement les Myxomycota en quatre classes.

Les *Acrasiomycètes* dont la phase végétative est formée de cellules amiboïdes libres, qui s'unissent en un pseudoplasmode avant la reproduction, comportent le seul ordre des Acrasiales.

Les *Hydromyxomycètes* dont la phase végétative est une amibe, un pseudo-plasmode ou un plasmode réticulé (organismes aquatiques, saprophytes ou parasites), englobent deux ordres, les Hydromyxales et les Labyrinthulales.

Les *Myxomycètes* dont la phase végétative est un plasmode plurinucléé (saprophytes communs terrestres), comprennent deux sous-classes, celle des Cératiomyxomycétidés (spores exogènes) avec l'ordre des Cératiomyxales et celle des Myxogastromycétidés (spores endogènes) qui regroupe cinq ordres, les Licéales, les Trichiales, les Échinostéliales, les Stémonitales et enfin les Physarales.

Les *Plasmodiophoromycètes* (le plasmode plurinucléé vit en parasite endocellulaire de Végétaux supérieurs) comptent l'ordre des Plasmodiophorales.

ACRASIOMYCÈTES

L'unique ordre des Acrasiales comporte une dizaine de genres qui végètent sous forme de cellules libres, uninucléées (et sans doute haploïdes), dépourvues de paroi rigide, ressemblant à des amibes ; on les nomme quelquefois « Myxomycètes cellulaires ». Ils sont surtout répandus dans les substrats forestiers, riches en matières organiques, et sont parfois coprophiles ; ils se nourrissent de Bactéries qu'ils ingèrent par phagocytose ; les résidus non digérés sont collectés, puis expulsés par des vacuoles digestives ; il est probable qu'ils absorbent également de l'eau et diverses substances en solution. A ce stade végétatif, ils ne diffèrent pas des amibes du sol (Protozoaires).

Les Acrasiales se maintiennent aisément en cultures artificielles, à condition qu'on leur fournisse les Bactéries de leur choix (de rares espèces ont pu être cultivées sur des milieux définis, en l'absence de Bactéries). On peut ainsi observer tout leur cycle de développement, qui comporte une phase reproductive où les myxamibes se groupent en colonies ou pseudo-plasmodes, produisant des spores en amas gluants, agglomérés par un mucus mais non limités par une membrane, pédicellés ou sessiles. L'espèce la mieux étudiée est le *Dictyostelium discoideum*, qui fournit l'exemple du cycle le plus complexe. Dans des conditions favorables, les myxamibes se déplacent indépendamment sur le substrat, se nourrissent et se multi-

plient activement par bipartition. Lorsque la nourriture est épuisée, l'humidité insuffisante ou la population trop dense, les myxamibes entrent en phase de repos, puis se regroupent en convergeant vers un point où elles s'accumulent en un tas surmonté d'une papille; c'est la phase d'agrégation, qu'on interprète comme une réponse chimiotactique à la sécrétion d'hormones spécifiques ou *acrasines*. Le pseudo-plasmode ainsi formé s'allonge en « limace » et rampe lentement en direction de la lumière (phototaxie). Au terme de cette migration de durée variable suivant les conditions ambiantes, les myxamibes s'organisent pour former, les unes un pédicelle rigide ou *sorophore*, constitué de cellules dégénérées à paroi cellulosique, les autres des spores dont la masse sphérique ou sore coiffe le sorophore; l'ensemble constitue le *sorocarpe*. Chaque spore résulte de l'enkystement, dans une membrane rigide, d'une cellule amiboïde; en germant, elle reproduit une seule myxamibe qui est à l'origine d'un nouveau cycle. L'observation de la reproduction sexuelle par la fusion de deux myxamibes, rapportée chez *Dictyostelium discoideum*, est contestée par certains auteurs. Chez la plupart des divers représentants du groupe, la phase de migration du pseudo-plasmode fait défaut, et le cycle est moins complexe. Dans aucun cas, il ne comporte de phase à cellules flagellées, ni de véritable plasmode. Les genres se distinguent principalement par l'organisation du sorocarpe. Le sorophore des *Acrasis* est constitué de mucus solidifié; chez les *Guttulina*, le pédicelle est court, se dilatant progressivement pour porter le sore; les myxamibes sont pourvues de gros pseudopodes arrondis; les *Polysphondylium*, qui se développent sur les fumiers *(P. violaceum)*, ont au contraire un sorophore bien développé (1 cm de haut), ramifié, portant plusieurs masses de spores; les *Copromyxa*, également fimicoles, produisent des fructifications blanc jaunâtre, allongées en fuseau *(C. protea)*.

HYDROMYXOMYCÈTES

La classe se subdivise en deux ordres : les Hydromyxales et les Labyrinthulales.

Hydromyxales

Chez ces organismes saprophytes des eaux douces, les myxamibes pourvues de fins pseudopodes se rassemblent en une masse gluante d'aspect homogène (pseudo-plasmode) fixée sur des Algues vertes filamenteuses *(Vampyrella*, sur spirogyres, *Plakopus*, sur *Oedogonium)* ou sur des Cyanophycées.

Labyrinthulales

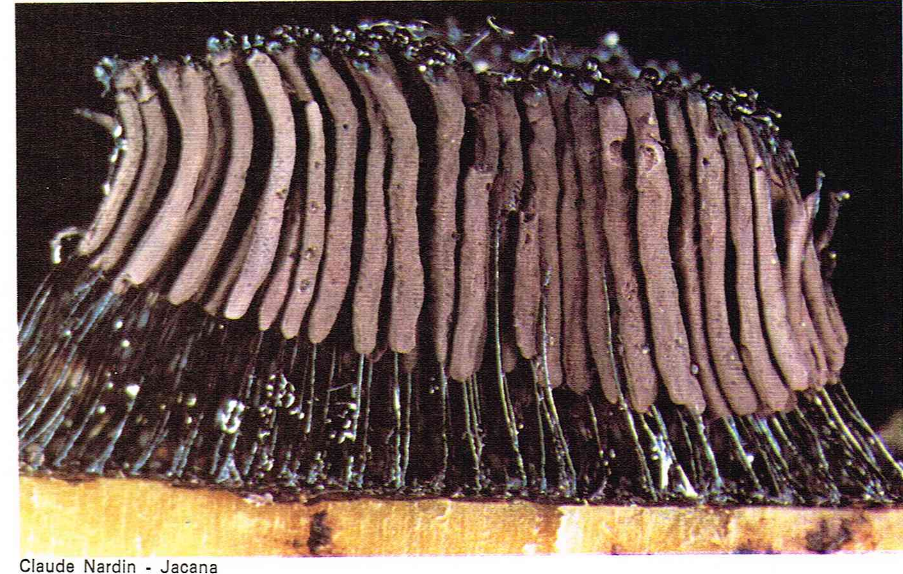
La phase végétative de ces organismes parasites intra- ou intercellulaires d'Algues et d'Angiospermes marins consiste en myxamibes uninucléées, fusoïdes, pourvues ou non de pseudopodes ramifiés à leurs extrémités, et généralement associées en réseau. Les cellules des *Labyrinthula* sécrètent une gaine muqueuse ou callosique; à l'intérieur de ce réseau de tubules, les myxamibes glissent librement et se multiplient par des bipartitions transversales; l'ensemble constitue un *filoplasmode*. Chez *L. macrocystis*, parasite sévère des zostères, les cellules fusoïdes peuvent se regrouper en un amas globuleux recouvert d'un péridium, à l'intérieur duquel se différencient des spores; chacune donnera naissance à une seule myxamibe. La reproduction par zoospores biflagellées a été observée chez *L. algeriensis;* la présence d'un *stigma* à la base des flagelles fournit un argument aux auteurs qui excluent les Labyrinthulales des Myxomycophytes pour les classer auprès des Algues Chrysophycinées.

MYXOMYCÈTES

D'abord classés dans le règne animal sous le nom de *Mycetozoa*, ces organismes sont caractérisés dans leur phase végétative par une masse de protoplasme nue, plurinucléée, mobile, jamais divisée en cellules; leur phase de reproduction est représentée par des sporocarpes délimités par une membrane, sessiles ou pédicellés, qui produisent des spores tuniquées. L'une ou l'autre forme s'observe dans la nature, les deux stades coexistant rarement chez un même individu. Les Myxomycètes vivent sur des substrats humides, particulièrement sur l'écorce des bois morts, les feuilles et les débris végétaux en décomposition; quelques espèces sont associées aux Mousses; un certain nombre sont occasionnellement ou exclusivement coprophiles, et *Fuligo septica* fructifie même sur le sol nu. Leur répartition géographique est très large.



Claude Nardin - Jacana



Claude Nardin - Jacana

▲ ***En haut :*** **Ceratiomyxa fruticulosa,** ***Myxomycète à fructifications buissonnantes et spores exogènes.***
En bas : **Stemonitis fusca** ***(Stémonitales) sur souche de Conifère pourrie.***

Cycle de développement des Myxomycètes

La *spore* unicellulaire, sphérique, est analogue à celle des Champignons supérieurs; sa paroi, qui contient sans doute de la cellulose, est marquée d'ornementations diverses et contient souvent des pigments sombres, si bien que les spores en masse apparaissent pourpres, brunes, rouille, etc. Leur durée de vie est parfois très longue; certaines peuvent encore germer plusieurs dizaines d'années après leur émission. A la germination, chaque spore libère un ou deux protoplastes nus, qui sont non flagellés *(myxamibes)* et se déplacent par des mouvements amiboïdes, ou pourvus de deux flagelles antérieurs inégaux (*myxoflagellés*, nageurs). Myxamibes ou myxoflagellés se nourrissent en ingérant des Bactéries et en absorbant des substances dissoutes, et se multiplient par bipartition; si les conditions sont défavorables, ils s'enkystent (microcystes). Les myxamibes et les myxoflagellés, toujours haploïdes, fonctionnent comme des gamètes et fusionnent par paires (syngamie); l'hétérothallie est la règle la plus générale chez les Myxomycètes. Le développement du zygote diploïde conduit à la différenciation en *plasmode* plurinucléé qui se déplace lentement, par mouvements amiboïdes, à la surface du substrat et s'alimente à la fois par phagocytose et par absorption. Selon les groupes, le plasmode reste de petite taille *(protoplasmode)* ou s'étire en minces filaments translucides, ramifiés et anastomosés *(aphanoplasmode)* ou, sous sa forme la plus typique ou *phanéroplasmode*, se



Cycle de développement des Acrasiales

▲ *a : spore ; b : myxamibe ; c : développement et multiplication de la myxamibe ; d : fusion ; e : pseudo-plasmode ; f-l : transformation du pseudo-plasmode en sporocarpe ; m : sporocarpe à maturité. D'après B. E. Wright.*



▶ **Hemitrichia clavata :** *le sporocarpe et son capillitium.*

I.G.D.A.

développe en un large réseau en éventail, parcouru de mouvements protoplasmiques rythmiques, limité par un front massif de protoplasme plus ou moins lobé, parfois vivement coloré. Si les conditions sont défavorables (dessiccation, basses températures), le protoplasme s'organise en masses globuleuses plurinucléées, tuniquées, ou *macrocystes*, dont l'ensemble forme un *sclérote* qui peut rester viable deux ou trois ans. Le déterminisme de la sporulation du plasmode est encore mal connu. Sauf chez les Cératiomyxales où ces éléments sont exogènes, les spores se forment dans des *sporocarpes* d'aspect caractéristique, qui résultent de la condensation du plasmode en une ou plusieurs masses érigées. Sous sa forme la plus classique, le *sporange* comporte un pied formé de cellules à parois épaisses, coiffé d'un *sporocyste* délimité par une paroi rigide ou *péridium*, dans lequel le pied se prolonge par une *columelle ;* entre la columelle et le péridium peuvent se différencier des filaments libres ou en réseau, constituant un *capillitium*. Le protoplasme du sporocyste se divise en masses uninucléées qui deviennent des spores à paroi rigide. La nature chimique des parois du sporocarpe, du capillitium et des spores est encore mal connue ; on pense qu'elles sont formées de chitine et de cellulose, auxquelles peuvent s'ajouter de la kératine, des pigments mélaniques, et parfois des cristaux calcaires. Les spores mûres sont haploïdes, mais on ne sait pas avec certitude si la méiose se produit avant le clivage du protoplasme dans le sporocyste, ou seulement dans la jeune spore. Selon les groupes, le sporocarpe affecte diverses structures : sporange dépourvu de capillitium, sporange sessile, sporange sessile apprimé et réticulé, ou *plasmodiocarpe*, masse non organisée protégée par un péridium, ou *æthélie*, amas compact de sporanges coalescents ou *pseudo-æthélie*. La fructification exosporée consiste en une masse spongieuse, ramifiée ou morchelloïde, dressée sur un hypothalle portant les spores à l'extrémité de minces pédicelles.

La *classification* des Myxomycètes est basée essentiellement sur les caractères de la fructification et la couleur des spores. On reconnaît actuellement deux sous-classes comprenant six ordres et environ quinze familles.

● *Cératiomyxomycétidés*

Les spores sont exogènes. Ils sont représentés par un seul ordre, les *Cératiomyxales*, réduit aux deux espèces actuellement connues du genre *Ceratiomyxa*. Leur plasmode blanchâtre donne naissance à un sporophore dressé, d'aspect gluant, qui se ramifie dichotomiquement en buisson massif chez *C. fruticulosa*, fréquent sur le bois pourri des vieux Conifères. Chaque spore, en germant, donne naissance à huit myxoflagellés qui fonctionnent comme gamètes.

● *Myxogastromycétidés*

Les spores sont produites dans un sporocarpe. Les cinq ordres peuvent être classés de la façon suivante :

1° spores claires ou de teinte vive :
spores pâles ou incolores ; pas de capillitium : Licéales ;
spores de couleur vive ; pas de columelle ; péridium persistant : Trichiales ;
spores blanches ou rose pâle ; columelle présente, péridium fugace : Échinostéliales ;

2° spores sombres :
péridium et capillitium non calcaires : Stémonitales ;
péridium ou capillitium calcaire : Physarales.

Licéales

L'ordre comprend une trentaine d'espèces réparties en treize genres. La plus commune est sans doute *Lycogala epidendrum*, dont les sporocarpes sont du type æthélie. A l'état jeune, ce sont de petites masses globuleuses (5 à 10 mm de diamètre), rouges et muqueuses, qui deviennent gris brun, avec un péridium sec, de consistance membraneuse ; ils ressemblent alors à de petits Gastéromycètes ; aux spores finement réticulées sont entremêlés des lambeaux de filaments qui constituent un pseudo-capillitium ; les sporocarpes de *L. epidendrum* apparaissent dès le printemps à la base du tronc des arbres ou sur le bois pourri, en forêt. *L. flavofuscum*, moins commun, atteint 5 à 7 cm de diamètre ; on a signalé récemment que des spores de cette espèce auraient

germé après soixante-huit ans de vie latente. Les sporanges des *Tubifera* se présentent comme de petits tubes dressés ouverts à la partie supérieure, constituant une pseudo-æthélie ; *T. ferruginea*, sur bois pourri, est cosmopolite, alors que *T. bombarda* est strictement tropical. Les *Licea*, à sporanges sessiles, et les *Cribraria*, pédicellés et parfois vivement colorés *(C. rufa, C. aurantiaca)*, sont totalement dépourvus de capillitium ; le péridium des *Cribraria* et des *Dictydium (D. cancellatum)* est constitué d'un réseau de veinules rigides soutenant une membrane fragile qui disparaît à maturité. On trouve chez les *Licea* des espèces strictement coprophiles *(L. fimicola)*, alors que les *Cribraria* et *Dictydium* sont inféodés au bois des Conifères.

Trichiales

Les espèces de cet ordre (onze genres) sont dépourvues de columelle, mais leur péridium est persistant, leurs spores en masse de teinte jaunâtre ou rose accompagnées d'un capillitium de structure caractéristique. Les sporocarpes sont de formes variées, sessiles, globuleux et de très petite taille chez *Trichia favoginea*, longuement pédicellés et de forme cylindrique chez les *Arcyria*. Les sporanges des *Hemitrichia* et des *Arcyria* à péridium jaune, orange ou rouge sont parmi les plus vivement colorées des fructifications de Myxomycètes ; les filaments du capillitium des *Hemitrichia* sont marqués de bandes spiralées alors que ceux des *Arcyria* forment un réseau hérissé de dents ou d'épines. Dans le genre *Trichia*, les filaments du capillitium sont libres à l'extrémité, hygroscopiques, et contribuent à la dissémination des spores, comme des élatères.

Échinostéliales

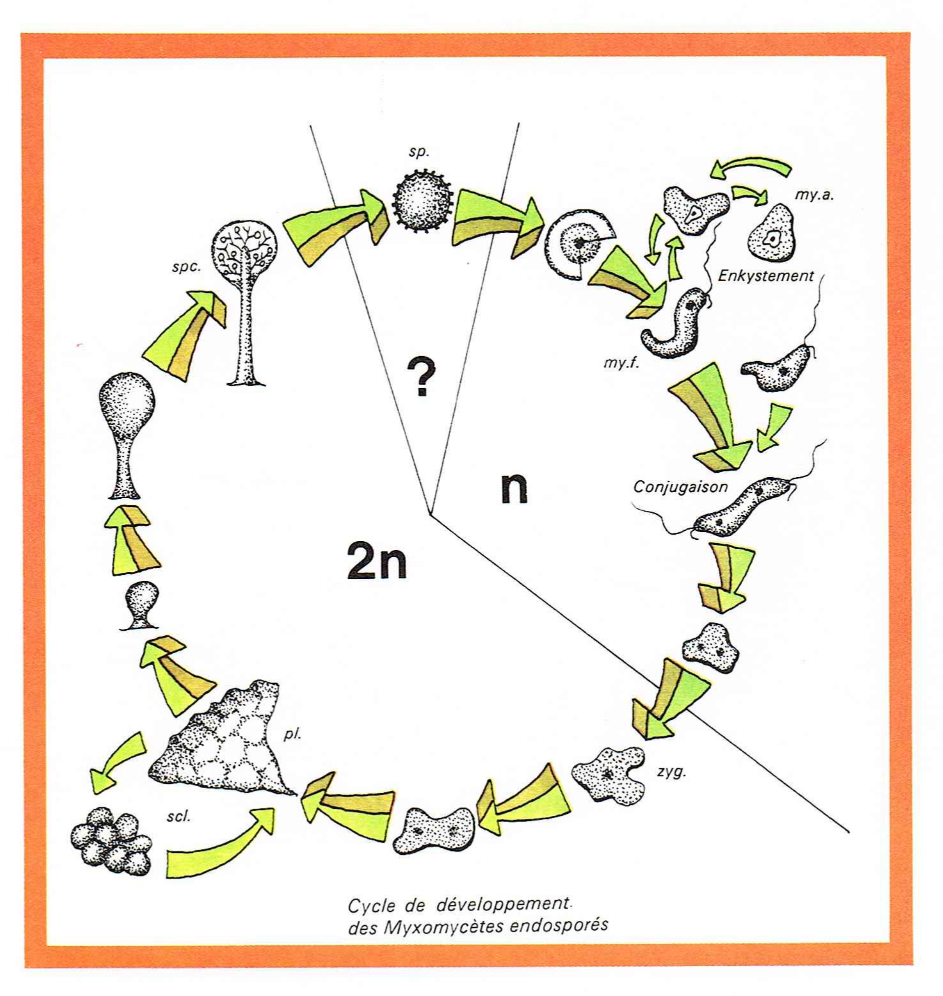
Ce petit ordre comprend seulement cinq espèces du genre *Echinostelium*, caractérisé par des sporocarpes traversés par une columelle et limités par un péridium réduit à une délicate membrane protoplasmique, fugace, qui atteint rarement la maturité du sporange ; le capillitium, quand il existe, est formé de filaments rigides issus du sommet de la columelle ; à peine ramifiés chez *E. minutum*, espèce souvent coprophile, cosmopolite, ils forment un réseau ouvert chez *E. cribrarioides*.

Stémonitales

Les Stémonitales comprennent dix-huit genres, quatre-vingt-dix espèces. Le stade végétatif caractéristique de cet ordre est un *aphanoplasmode* étroitement appliqué sur le substrat ligneux, translucide et difficilement visible à l'œil nu. Il est constitué de minces cordons protoplasmiques de diamètre irrégulier qui se ramifient et s'anastomosent en réseau à mailles plus ou moins larges, mal délimité. Sur le point de sporuler, les cordons du plasmode s'épaississent et se condensent en masses coralloïdes. Les sporocarpes sont des sporanges typiques, tels ceux de *Stemonitis fusca* qui se présentent en groupes serrés, de 1 cm de haut, sur le bois pourrissant ; ils comportent un pédicelle fibreux sécrété par le protoplasme, prolongé par une columelle d'où se détachent les filaments du capillitium ; celui-ci varie, de quelques filaments simples chez *Macbrideola*, à un réseau complexe, chitinoïde, chez les *Stemonitis*, ou une masse serrée de filaments chez les *Lamproderma*. Le péridium, d'épaisseur variable suivant les genres, n'est jamais incrusté de carbonate de calcium ; la columelle et les spores sont de teinte sombre, brun sale ou violacées. Comme espèces remarquables, on peut citer, outre le banal *Stemonitis fusca* : *Lamproderma violacea*, à sporanges brièvement stipités, vivant surtout sur le bois de Conifères (pin sylvestre) ; *Comatricha caespitosa*, associé aux Bryophytes ; *C. mirabilis*, strictement fimicole ; les *Diachea*, qui fructifient surtout sur les feuilles et les débris végétaux.

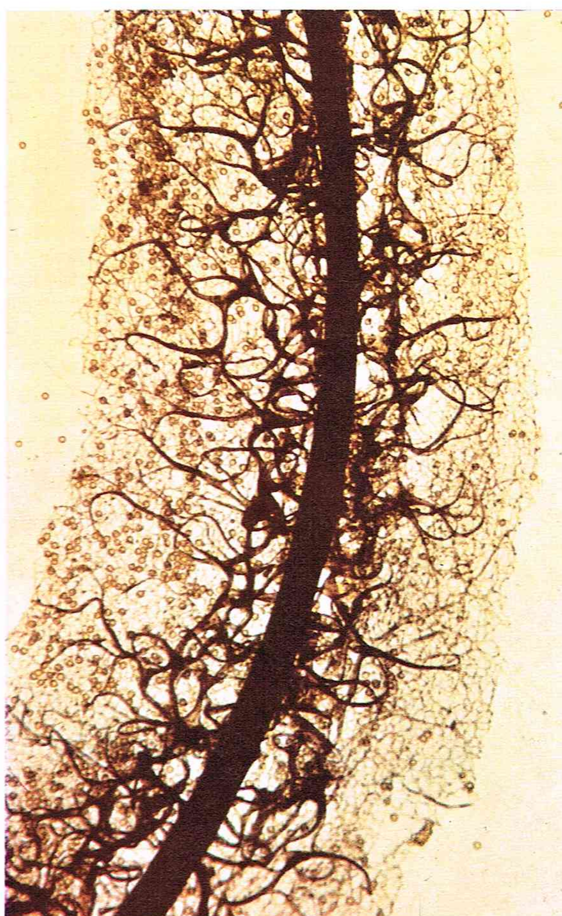
Physarales

Avec cent soixante-dix espèces (dix-sept genres), c'est le groupe de Myxomycètes le mieux représenté. On y trouve des espèces de grande taille, hautement différenciées ; leur thalle est un phanéroplasmode bien développé ; les fructifications (æthélie, plasmodiocarpe ou sporange) sont pourvues d'un capillitium incrusté de concrétions calcaires dans la famille des Physaracées



Cycle de développement des Myxomycètes endosporés

▲ ***sp : spore ; zyg. : zygote ; pl. : plasmode ; scl. : sclérote ; my. a. : myxamibe ; my. f. : myxoflagellé ; spc. : sporocarpe. Adapté de W. D. Gray et C. J. Alexopoulos. — Biology of the Myxomycetes. New York, 1968.***



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

◀ **Stemonitis fusca :** ***portion du capillitium avec émission de spores (microphotographie).***



▲ ***Aspect macroscopique de la hernie des Crucifères provoquée par*** **Plasmodiophora brassicae.**

(*Physarum, Fuligo*) ou dépourvues de ces formations chez les Didymiacées (*Didymium, Mucilago*) ; les spores sont brunes ou violettes ; le péridium également coloré et incrusté.

Physarum polycephalum vit normalement sur les débris végétaux en décomposition ; son plasmode d'abord blanchâtre, puis jaune vif, en forme d'éventail parcouru de veines saillantes s'anastomosant en réseau, enserre sur son passage des rameaux de plantes encore vivantes. C'est la seule espèce qu'on ait pu cultiver en laboratoire sur un milieu chimiquement défini, sans Bactéries ; dans ces conditions, le plasmode prend la forme d'un disque compact, régulier. Dans la nature, le plasmode mûr se transforme très rapidement en un groupe confluent de sporanges pédicellés (1 mm de haut), à tête sphérique gris cendré, incrustée de granules jaunes. Les spores violacées, épineuses (10 μ environ de diamètre), germent en produisant un gamète myxoflagellé. Le jeune plasmode résultant de la conjugaison sexuelle tend à s'accroître, non seulement par son activité propre, mais en englobant d'autres plasmodes et des myxamibes. Une espèce affine, *P. pusillum*, produit des sporanges semblables à de minuscules Champignons à chapeau ; la fructification de *P. bivalve* est un plasmodiocarpe sessile, alvéolé. *Fuligo septica*, la « fleur du tan », forme des plasmodes mucilagineux jaune vif, de grande taille (jusqu'à 30 cm, épais de 1 à 3 cm), sur les feuilles et les débris végétaux, en particulier sur l'écorce du chêne (déchets de tanneries) ; ce plasmode peut se transformer en boules enkystées (sclérotes) et passer à l'état de vie ralentie, pour régénérer le plasmode quand les conditions redeviennent favorables. Le sporocarpe est du type æthélie, en dôme étendu, à péridium rougeâtre incrusté de calcaire ; les spores lisses, brun violacé, sont entremêlées de filaments blanchâtres (capillitium), également calcarifiés.

Parmi les espèces à capillitium non calcaire, citons le *Didymium difforme*, commun en Europe sur les excréments humides des herbivores, qui produit des sporanges isolés ; *D. squamulosum*, dont les sporanges sphériques sont revêtus de cristaux étoilés de carbonate de calcium, d'un blanc pur. La plupart des *Didymium* ainsi que *Badhamia ovalispora* sont également fimicoles. *Mucilago spongiosa* (= *Spumaria alba*) possède un plasmode blanc qui se transforme en æthélie gris cendré, fragile, devenant pulvérulente et réduite à une masse de spores violacées ; il est à peu près indifférent au substrat et vit aussi bien sur le sol humide qu'à la base des tiges de Graminées ou de petits rameaux qu'il enrobe d'une sorte de gaine.

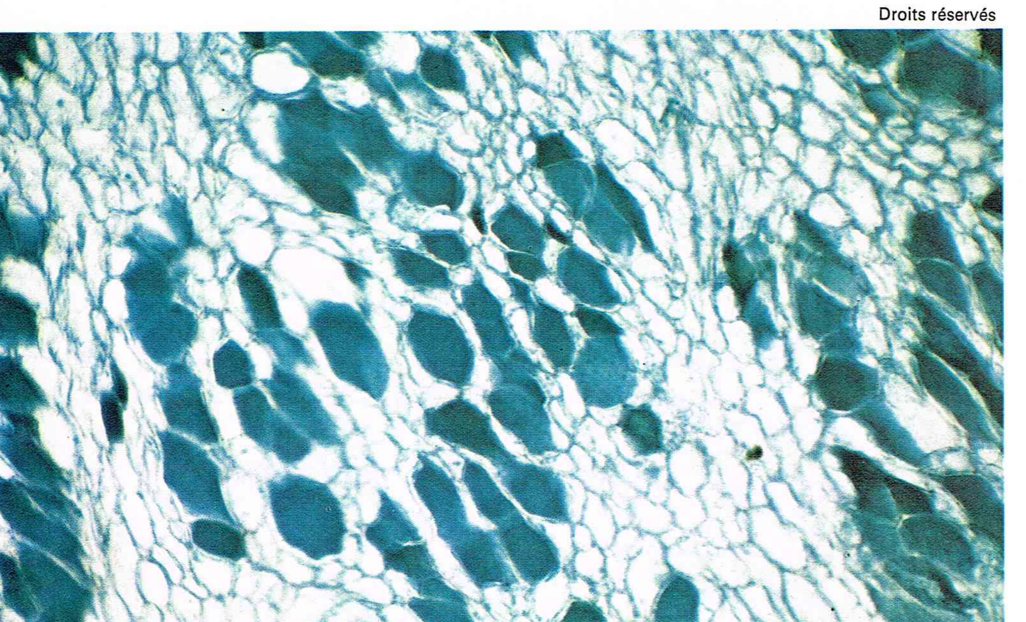
Aux cinq ordres de la classe des Myxogastromycétidés, on ajoute parfois les *Protostélidales*, récemment décrites (Olive, 1967) comme des Protozoaires (Protostélidés), caractérisées par des protoplastes amiboïdes uni- ou plurinucléés et, dans l'un des genres, *Cavostelium*, par des cellules à flagelles antérieurs. Ces organismes pourraient représenter une forme ancestrale des Acrasiales et des Myxomycètes.

PLASMODIOPHOROMYCÈTES

Les Plasmodiophorales constituent l'unique ordre de cette classe. Toutes ses espèces (une dizaine de genres) sont des endoparasites obligatoires des Végétaux, provoquant fréquemment une hypertrophie des cellules infectées. Certaines sont responsables de maladies des plantes cultivées, d'importance économique non négligeable : *Plasmodiophora brassicae*, agent de la hernie du chou et d'autres Crucifères, *Spongospora subterranea*, cause de la gale poudreuse de la pomme de terre, et sa variété *nasturtii*, qui s'attaque aux racines du cresson. D'autres parasitent les racines de Végétaux non cultivés, surtout aquatiques, des Algues (*Woronina* dans les Vauchéries, *Sorodiscus* dans les *Chara*) et des Champignons (*Woronina polycystis* et *Octomyxa brevilegniae*, parasites de Saprolégniales). Les détails du cycle de développement des Plasmodiophorales sont assez mal connus. Chez *Plasmodiophora brassicae*, les racines de l'hôte sont parasitées par des zoospores biflagellées qui s'appliquent à un poil absorbant, perdent leurs flagelles et pénètrent dans les cellules où elles se développent en plasmodes plurinucléés ; l'infection progresse vers les tissus internes, les plasmodes traversant les parois cellulaires. Quand la croissance est achevée, le contenu du plasmode se transforme en spores inertes à paroi chitinoïde. Il semble probable que la sporulation est précédée d'une conjugaison des noyaux par paires, sans production de gamètes (autogamie), suivie de méioses qui rétablissent la condition haploïde dans les noyaux sporaux. Les spores inertes libérées dans le sol par la décomposition de la galle germent en donnant une nouvelle zoospore flagellée. Selon certains auteurs, le cycle des Plasmodiophorales comprendrait deux phases plasmodiales distinctes : l'une produisant des zoosporanges à parois minces, libérant des zoospores uninucléées qui fonctionneraient peut-être comme gamètes, l'autre produisant des spores inertes.

Les affinités des Plasmodiophorales ne sont pas évidentes. Comme les Myxomycètes, elles végètent sous forme de plasmode plurinucléé, et leurs zoospores sont des myxoflagellés à deux fouets inégaux analogues à ceux des autres Myxomycophytes. Mais, compte tenu des contraintes imposées par le parasitisme, il est aussi possible de les considérer comme des formes régressées de Champignons plus élevés en organisation, et nombre d'auteurs les classent parmi les Eumycètes mastigomycotinés. D'autres émettent l'opinion contraire et considèrent que les Plasmodiophorales sont plus proches des Protozoaires que de tout autre groupe de Champignons.

▼ ***Cellules parasitées par*** **Plasmodiophora brassicae.**





Tomsich

▲ ***Lépiote en bouclier* (Lepiota clypeolaria). *Chez la plupart des Basidiomycètes (Eumycota), le carpophore est constitué par un chapeau, un pied, et une surface hyménifère placée sous le chapeau.***

EUMYCOTA

A la différence des Myxomycota, les Eumycota (Eumycètes, Champignons proprement dits) possèdent un thalle cellulaire ou filamenteux, toujours délimité par une paroi propre ; ils se nourrissent exclusivement par absorption, à travers cette paroi, des substances organiques rendues assimilables par les exoenzymes sécrétées par le Champignon. Certains présentent une coloration verte (l'amanite phalloïde, la russule verdoyante, la plupart des *Penicillium,* certains *Aspergillus,* etc.) ; mais ces pigments, sans analogie chimique avec la chlorophylle, ne sont aucunement liés à une activité photosynthétique.

Structure du thalle

Fondamentalement, l'appareil végétatif des Champignons est constitué par des filaments mycéliens ou *hyphes,* grêles, ramifiés et parfois anastomosés, dont l'ensemble constitue le *mycélium* Le filament germinatif né d'une spore fongique s'allonge progressivement par une croissance apicale linéaire potentiellement illimitée, et produit en même temps des rameaux latéraux ; la ramification dichotomique ne s'observe guère que dans des structures spécialisées assurant la reproduction. Chez les Champignons dits inférieurs (Mastigomycotinés, Zygomycotinés), la structure est *siphonée* ou *cœnocytique :* les filaments mycéliens ou *siphons* ne sont, en principe, pas cloisonnés ; l'ensemble du thalle est ainsi constitué d'une masse continue de cytoplasme plurinucléé, canalisée dans des parois tubulaires. Le thalle des formes les plus simples, souvent parasites (Chytridiales), est réduit à un *centre* globuleux, pourvu ou non de rhizoïdes assimilateurs. Le mycélium des Champignons supérieurs (Asco- et Basidiomycètes) est constitué d'hyphes septées transversalement ; les cloisons délimitant des segments uni- ou plurinucléés (improprement qualifiés de cellules) sont en réalité des diaphragmes percés d'un pore qui assure la continuité cytoplasmique, assez large pour permettre le passage des noyaux et des mitochondries. Les filaments du thalle des Champignons supérieurs sont fréquemment anastomosés et peuvent s'associer pour constituer des structures plus ou moins complexes (mais jamais de véritables tissus homologues de ceux des plantes supérieures) : cordons et rhizomorphes, palmettes, massifs plus ou moins compacts ou *stromas,* tubercules, *sclérotes* pourvus d'une enveloppe protectrice, etc. ; les corps fructifères des Macromycètes, apothécie des Discomycètes, carpophore des Champignons « à chapeau » ou des polypores, les périthèces pseudoparenchymateux des Ascomycètes sphériacés sont constitués des mêmes hyphes fondamentales que les autres structures moins différenciées. Le thalle levuroïde caractéristique des Saccharomycétacées est, par contre, réduit à des cellules bourgeonnantes libres ou qui restent alignées en pseudo-mycélium. Les Laboulbéniomycètes ont un type d'organisation plus complexe, analogue au cladome des Algues Floridées les plus évoluées.

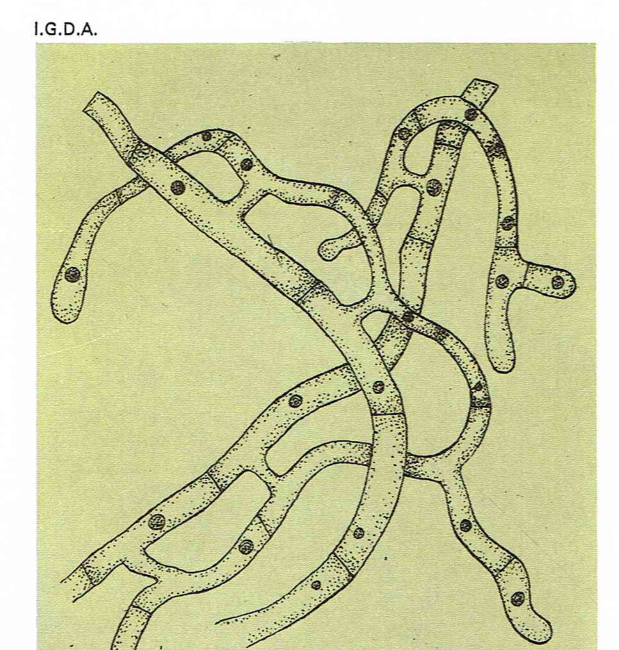
Caractères cytologiques

Les *parois* des Champignons filamenteux sont constituées fondamentalement par une armature de microfibrilles de *chitine,* auxquelles s'ajoutent divers composés : sucres aminés, protides (kératine), mannose, glucose ; elles peuvent également contenir des pigments (mélanine) et des enzymes de surface. L'élaboration des matériaux de la paroi est sans doute liée à la présence d'organelles vésiculeux, les *lomasomes,* accolés à la membrane cytoplasmique. Certains Champignons inférieurs (Péronosporales, Saprolégniales) sont dépourvus de chitine ; leurs parois contiennent essentiellement des polysaccharides, et plus particulièrement de la *cellulose ;* chez d'autres (Blastocladiales, Chytridiales), elles sont soit purement chitineuses, soit chitino-cellulosiques. Les parois des Levures possèdent très peu de chitine et sont surtout riches en mannane.

Les *noyaux* des Champignons sont semblables à ceux des organismes supérieurs, avec une membrane nucléaire, généralement un seul nucléole, et une substance chromatique répartie à la mitose en un petit nombre de chromosomes (n = 4 à 8 chez les Ascomycètes). Ils se multiplient, en principe, par des mitoses typiques, avec ou sans centrosome aux pôles du fuseau ; toutefois, les modalités précises de la caryocinèse font encore l'objet d'interprétations diverses selon les auteurs. Au cours du

▶ *Type d'anastomose des filaments mycéliens (hyphes).*

I.G.D.A.



développement se succèdent généralement une phase haploïde (*n* chromosomes) et une phase diploïde (2 *n* chromosomes) ; chez les Asco- et Basidiomycètes, la caryogamie est retardée et la phase diploïde est précédée d'un stade à *dicaryons*, où chaque cellule contient deux noyaux haploïdes conjugués qui se divisent simultanément. Le thalle des Asco- et Basidiomycètes et des *Fungi imperfecti* est fréquemment *hétérocaryotique :* les noyaux contenus dans une cellule ou un segment de l'hyphe végétative ne sont pas génétiquement identiques; ce phénomène, qui peut être la conséquence de mutations ou résulter de l'anastomose entre filaments mycéliens de génotypes différents, explique en partie la variabilité des caractères morphologiques et physiologiques et la capacité d'adaptation de ces Champignons.

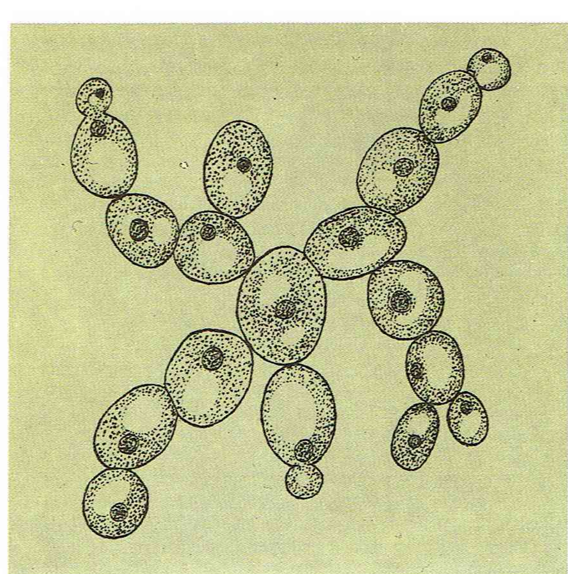
Tous les Eumycètes possèdent un *chondriome* typique ; chez certaines espèces de coloration vive, une partie des mitochondries évolue en chromoplastes chargés de pigments caroténoïdes. Le cytoplasme des Champignons contient également des *vacuoles*, souvent riches en volutine (réserve phosphorée), parfois colorées par des pigments, et des *globules lipidiques*. Dans les parties âgées du thalle, les vacuoles et les inclusions lipidiques augmentent de volume et repoussent vers la paroi le cytoplasme qui finit par disparaître. D'autres inclusions cytoplasmiques se manifestent seulement chez certains groupes de Champignons : *glycogène* chez les Asco- et Basidiomycètes, *celluline* chez les Leptomitales (Oomycètes), etc.

Nutrition et métabolisme

Les Champignons sont capables de métaboliser des substances variées qu'ils assimilent, grâce aux enzymes localisées à la surface du thalle ou sécrétées dans le milieu ambiant ; les produits de la digestion sont absorbés à travers la paroi et utilisés par l'hyphe. Les parasites obligatoires (Péronosporales, Érysiphales, Urédinales) ont des exigences alimentaires très strictes et ne peuvent accomplir leur cycle complet de développement qu'aux dépens d'un hôte déterminé. Mais un grand nombre d'espèces sont susceptibles de végéter sur des milieux synthétiques ; les cultures expérimentales ont permis de définir avec précision les éléments indispensables à la croissance des Champignons : carbone, hydrogène, oxygène, azote, potassium, phosphore, magnésium, soufre ; le fer, le zinc, le cuivre et peut-être d'autres oligo-éléments doivent être fournis en très petites quantités ; le calcium, requis par les plantes supérieures, est indispensable aux Levures, mais agit seulement comme stimulant de la croissance dans les autres groupes. En outre, des « substances de croissance » complexes sont parfois nécessaires ; ainsi la croissance des Levures est favorisée par l'addition au milieu de culture d'un mélange d'aneurine (vitamine B_1), de biotine et d'autres substances (« bios ») ; l'aneurine ou l'un de ses précurseurs paraît indispensable au développement de la plupart des Champignons.

Dépourvus de chlorophylle, les Champignons sont incapables d'assimiler le gaz carbonique atmosphérique par photosynthèse, aussi bien que par voie chimiosynthétique. En conséquence, ils sont tous *hétérotrophes pour le carbone*, qu'ils empruntent obligatoirement à des aliments organiques complexes. En général, les composés aliphatiques, et particulièrement les hydrates de carbone, sont plus facilement assimilés que les composés aromatiques. Le glucose et le lévulose, puis le saccharose, sont les sucres le plus aisément utilisés par la plupart des espèces saprophytes ; les lignivores dégradent le pentose et le glucose. Les Champignons parasites ou saprophytes d'Insectes ou d'autres Arthropodes utilisent la chitine, tandis que les phytoparasites assimilent la pectine. Un certain nombre d'espèces végètent à partir d'acides organiques : malique, citrique, lactique, tartrique, à l'exclusion des acides formique et oxalique. D'autres, en présence de sucres, sont susceptibles d'utiliser également les graisses. A défaut d'hydrates de carbone, les protides et les acides aminés, plus rarement la kératine (cheveux, ongles, corne), peuvent être dégradés ; par contre, les espèces capables d'assimiler les alcools et la paraffine sont en nombre très limité.

La *nutrition azotée* est, pour la plupart des Champignons saprophytes et parasites, assurée par des composés minéraux, nitrates ou dérivés ammoniacaux. Les Levures et les Mucorales, qui ne possèdent pas l'équipement enzyma-



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato



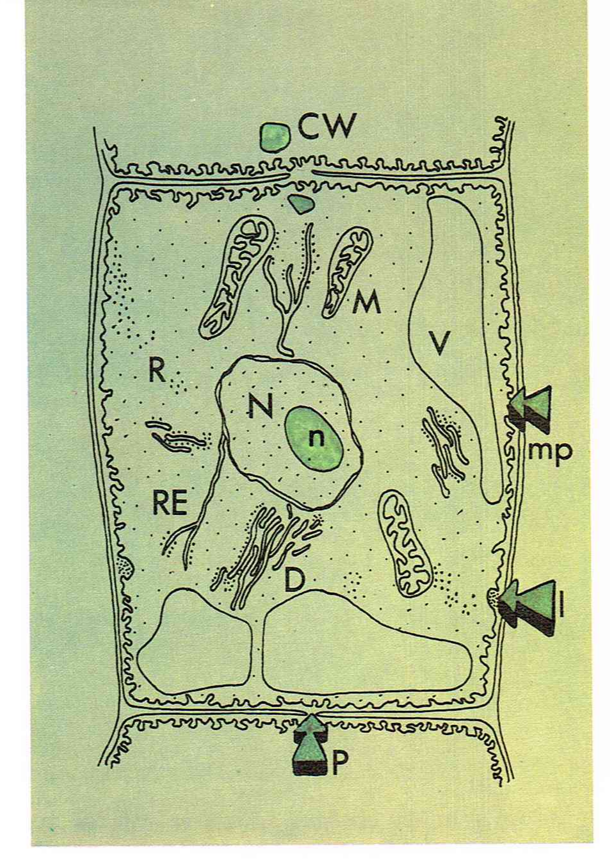
Atlas Photo

▶ *A gauche : schéma montrant l'aspect microscopique d'une petite colonie de* Saccharomyces cerevisiae *(Ascomycètes). A droite : photographie effectuée au microscope (en contraste de phase.)*

tique indispensable à la réduction de l'acide nitrique en ammoniac, sont capables d'assimiler seulement l'azote ammoniacal. Certains Champignons inférieurs (Saprolégniales), hétérotrophes pour l'azote comme pour le carbone, exigent des aliments azotés organiques tels que des acides aminés. Les nitrites sont toxiques pour les Champignons comme pour bon nombre d'organismes supérieurs; toutefois, l'*Aspergillus niger* est capable de les transformer en hydroxylamine, ce qui pourrait représenter un premier stade vers la synthèse des protides. On pense enfin que des Champignons de position systématique mal définie *(Frankia)*, qui vivent en symbiose avec les racines de l'aulne, assimileraient l'azote atmosphérique à la manière des *Rhizobium*.

Les autres éléments essentiels sont généralement introduits dans les milieux de culture sous forme de sels minéraux à forte teneur en oxygène : phosphates de potassium et sulfate de magnésium; les Saprolégniales, incapables de réduire l'acide sulfurique, exigent toutefois des sulfures. L'activité métabolique des Champignons est toujours extrêmement complexe et conduit à l'élaboration de multiples produits, indispensables à leur vie et à leur développement, ou simples déchets; beaucoup (acides organiques, enzymes, vitamines, antibiotiques, etc.) sont exploités industriellement.

Les dépendances nutritives de certains Micromycètes sont appliquées à divers tests biologiques, telle la détection de traces d'arsenic par *Scopulariopsis brevicaulis;* la teneur du sol en cuivre est appréciée par l'intensité de la pigmentation des spores d'*Aspergillus niger; Phycomyces blakesleanus* et *Nematospora gossypii* servent au dosage de la thiamine (vitamine B_1).



◀ *Schéma de la structure d'une cellule fongique. N : noyau; n : nucléole; R : ribosomes; V : vacuoles; mp : membrane plasmatique; P : pore; RE : réticulum endoplasmique; CW : corps de Woronine; D : dictyosomes; I : lomasomes; M : mitochondries.*

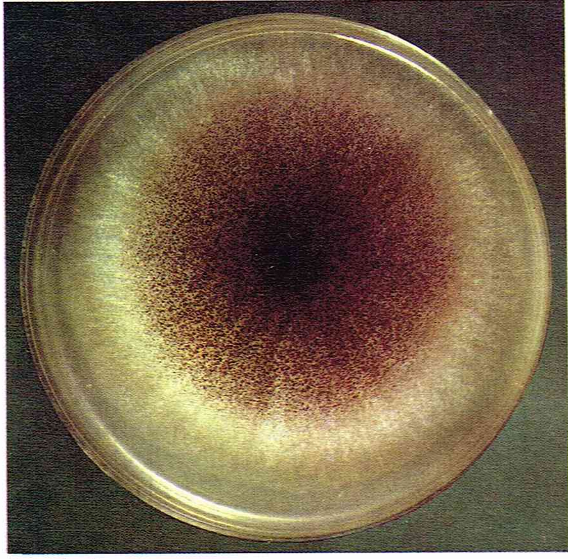
Biologie

Les hétérotrophies des Champignons leur imposent un mode de vie en relation étroite avec des milieux organiques déjà élaborés; il se traduit par le saprophytisme, le parasitisme ou la symbiose.

Les Champignons saprophytes, ainsi que nous l'avons dit, exploitent essentiellement des substances organiques inertes, des débris végétaux ou animaux. La plupart des espèces saprophytes sont polyphages; certaines cependant sont plus étroitement inféodées à un type particulier de substrat; on peut ainsi recenser des microflores fimicoles ou coprophiles, des lignicoles, des fongicoles (sur les Champignons pourrissants), des kératinophiles (sur la corne, les plumes et les poils, sur la laine), des Micromycètes des sols arides ou cultivés, ou des sables littoraux, des Champignons des eaux douces ou marines, vivant sur les feuilles, le bois ou d'autres débris organiques immergés. Beaucoup d'autres espèces microscopiques, qualifiées de moisissures, sont des agents d'altération biologique des produits alimentaires, de matériaux et de produits manufacturés, des textiles, papiers, cuirs, etc., y compris le verre et les matières plastiques. Dans le sol, les mycéliums des Champignons supérieurs et les moisissures saprophytes qui y végètent en grande abondance constituent, avec les Bactéries et la microfaune, un élément important de l'équilibre biologique. En décomposant la matière organique morte, ils contribuent à réintroduire dans le cycle vital les éléments simples utilisés par les autres êtres vivants; plus directement, ils enrichissent le sol en substances assimilables par les racines des plantes supérieures, et assurent ainsi sa fertilité. Un autre aspect non négligeable de l'activité des Champignons saprophytes du sol est le rôle antagoniste qu'ils peuvent jouer, par la sécrétion de toxines ou de substances inhibitrices, vis-à-vis d'espèces pathogènes des plantes cultivées; on a pu envisager, par exemple, l'exploitation systématique de ces propriétés pour la lutte biologique contre les *Pythium*, agents redoutables du flétrissement des plantules.

Les Champignons parasites sont obligatoirement inféodés à des organismes vivants, animaux ou végétaux, auxquels ils empruntent les substances organiques indispensables à leur développement. Leur activité se traduit chez leurs hôtes par des maladies souvent graves, parfois mortelles; on les qualifie alors de *pathogènes*.

L'étude des maladies cryptogamiques des plantes cultivées, d'une importance économique considérable, constitue le chapitre le plus important de la *phytopathologie*. Les pathogènes des Végétaux se rencontrent dans tous les groupes principaux de Champignons : Oomycètes



Carlo Bevilacqua



Carlo Bevilacqua

◀ *Cultures sur agar-agar d'***Aspergillus niger** *(à gauche) et de* **Candida lipolytica** *(à droite).*



Michel Boulard

▲ ***Chenille parasitée par un Champignon*** **(Isaria).**

(mildious et rouilles blanches, flétrissures et fontes des semis), Ascomycètes (Érysiphales, agents des oïdiums, *Claviceps* responsables de l'ergot des céréales, etc.), Basidiomycètes (rouilles, charbons et caries), de nombreux *Fungi imperfecti ;* beaucoup de polypores attaquent les arbres vivants dans les vergers, les forêts et les plantations, et des agarics (armillaire) sont cause du « pourridié » des racines. Un nombre relativement limité de ces Champignons se comportent en parasites obligatoires; beaucoup (parasites facultatifs) ont, au cours de leur cycle de développement, une phase saprophyte dans le sol ou sur les débris de l'hôte, après la mort de celui-ci; des parasites secondaires s'installent sur des Végétaux sénescents, ou affaiblis par l'action d'un agent pathogène primaire ou à la suite d'un traumatisme ; enfin, à la limite du parasitisme et du saprophytisme, bon nombre d'espèces végètent sur ou dans des fruits mûrs, des tubercules, des graines, déjà infectés avant la récolte (moisissures « du champ ») ou contaminés au cours du stockage. Si certains parasites sont étroitement spécifiques, d'autres se développent indifféremment sur un large éventail d'hôtes appartenant à des groupes botaniques très divers; des espèces polyphages donnent naissance, par mutation ou sélection, à des races biologiques morphologiquement et physiologiquement différenciées, inféodées à un hôte déterminé; on dénombre ainsi une soixantaine de « formes spéciales » du *Fusarium oxysporum*, agent banal et cosmopolite de trachéomycoses. Le déroulement de l'infection et les mécanismes de l'action parasitaire sont également diversifiés. Le parasite attaque généralement son hôte aux points de moindre résistance : stomates des feuilles, lenticelles jeunes racines et poils absorbants, blessures ou lésions primaires; l'infection peut rester localisée ou affecter électivement un organe déterminé (ovaires ou inflorescences, dans le cas des Graminées atteintes par le charbon), ou se généraliser progressivement et altérer toute la plante. Le mycélium du Champignon chemine dans les vaisseaux conducteurs (trachéomycoses), pénètre dans les cellules (parasites intracellulaires) ou s'insinue entre leurs parois (parasites intercellulaires) ; fréquemment, il s'applique aux cellules et les pénètre au moyen de suçoirs ou *haustories*. L'activité du Champignon parasite se traduit chez son hôte par des symptômes caractéristiques : nécrose ou pourriture des tissus atteints, perte de turgescence de la plante sous l'effet de toxines sécrétées par l'agent pathogène, ou par obturation mécanique des vaisseaux conducteurs envahis par le mycélium (trachéomycoses), chlorose, rabougrissement ou au contraire réaction hyperplasique conduisant à la formation de galles (mycocécidies), de chancres ou de balais de sorcières. La gravité de la maladie est fonction de multiples facteurs, externes et internes, qu'il convient d'analyser avec précision pour se prémunir contre son développement et lutter efficacement contre ses méfaits. Il est souvent possible de sélectionner des variétés d'une plante cultivée naturellement résistantes à un pathogène donné ; mais l'immunisation active, telle qu'on la réalise par la vaccination chez l'homme et les Animaux, ne semble pas d'un grand recours en phytopathologie.

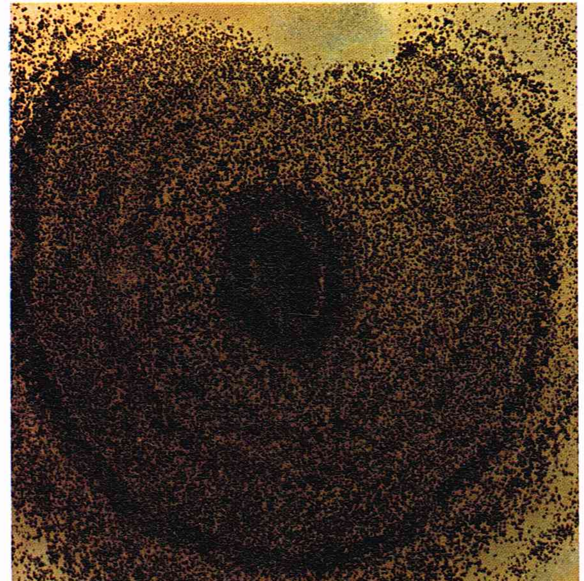
Les Champignons sont eux-mêmes sujets aux attaques d'autres Champignons (mycoparasitisme), de Bactéries ou de Virus ; ils sont consommés par des Insectes (particulièrement leurs larves) et d'autres Arthropodes, des Protozoaires et des Mollusques ; on constate fréquemment que des espèces vénéneuses, y compris l'amanite mortelle, la phalloïde, sont mangées par des limaces. L'expérience semble prouver que la toxicité des Champignons est nettement moindre pour les Animaux que pour l'homme.

Dans le règne animal, l'action parasitaire des Champignons se manifeste aussi largement. En milieu aquatique, de nombreux Champignons inférieurs vivent en parasites d'Animaux microscopiques et de larves ; ceux qui s'attaquent aux Mollusques (huîtres, moules) et aux Poissons intéressent tout particulièrement l'économie humaine. Dans le sol, la microfaune (amibes, rhizopodes) peut être parasitée, ainsi que les Vers ; des Champignons prédateurs, du groupe des *Fungi imperfecti*, s'attaquent aux Nématodes qu'ils paralysent, puis digèrent au moyen de curieux dispositifs : hyphes adhésives, lacets ou garrots. La pathologie des Insectes est un domaine où les



▶ **Monilia fructigena,** ***agent vecteur de la moniliose des poires et des pommes (forme conidienne de*** **Sclerotinia fructigena).**

Carlo Bevilacqua



Carlo Bevilacqua

▲ *Quelques contaminants banals en culture mixte sur agar-agar : une colonie crémeuse, claire, de Levures ; divers* Penicillium *verts, veloutés ou granuleux ; le mycélium diffus et les sporocystes noirs de* Rhizopus stolonifer.

◄ *Culture sur agar-agar d'*Aspergillus niger *montrant un développement rythmique, concentrique.*

Champignons se révèlent particulièrement actifs. Certains groupes (surtout les Laboulbéniales) sont des ectoparasites, végétant sur la chitine des téguments, sans causer de grands dommages à l'hôte ; beaucoup plus nombreux sont les entomophages ; ce sont des Zygomycètes (*Entomophthora muscae*, qui tue les mouches par milliers en automne), des Ascomycètes, actifs surtout dans les régions tropicales, ou des *Fungi imperfecti (Beauveria, Metarrhizium, Aegerita)*. Si *Beauveria bassiana*, agent de la *muscardine*, est un pathogène redoutable du ver à soie, d'autres entomophages, en détruisant vers blancs, criquets et autres Insectes nuisibles, se comportent en auxiliaires de l'agriculture ; on a pu ainsi protéger certaines cultures tropicales contre les attaques des cochenilles en pulvérisant des spores d'*Aschersonia*.

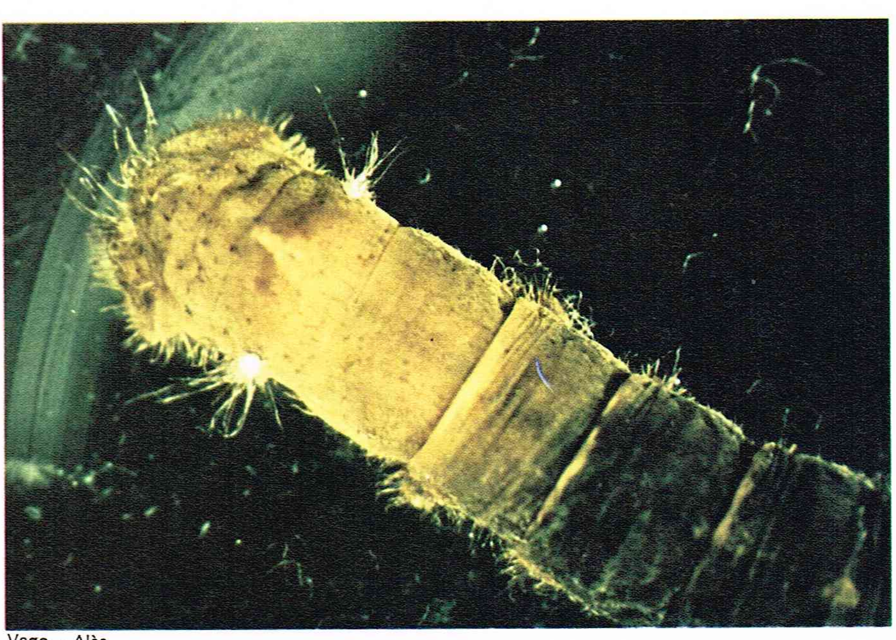
Quoique moins importants que les Bactéries et les Virus, les Champignons sont les agents d'un certain nombre de maladies sérieuses de l'homme et des Animaux supérieurs.

La symbiose est largement pratiquée par les Champignons. Comme dans les cas de saprophytisme ou de parasitisme, l'association symbiotique est réalisée à des degrés divers, qui vont du simple commensalisme au parasitisme réciproque. Les exemples les plus caractéristiques sont fournis par la symbiose de Champignons avec des Insectes, avec des Algues (Lichens) ou avec les racines de plantes supérieures (mycorrhizes).

Les relations entre *Insectes et Champignons* sont souvent complexes. Les femelles des Coléoptères xylophages (scolytes) ensemencent leurs galeries de ponte avec des conidies de moisissures (Champignons *Ambrosia*) qui contaminent le bois et y prolifèrent ; les larves se nourrissent ensuite du Champignon ou du bois rendu assimilable par son activité diastasique. Termites et fourmis font également des « cultures » de Champignons qui les aident à digérer les substances ligneuses dont ils se nourrissent. Les Champignons myrmécophiles, qu'on trouve associés à des fourmilières (Macromycètes des genres *Pluteus* et *Lepiota* ou Micromycètes imparfaits), y trouvent un habitat favorable, tandis que l'Insecte se nourrit du mycélium ; ce type d'association est encore plus étroitement réalisé chez les *Septobasidium*, Basidiomycètes crustacés corticoles d'Amérique, qui hébergent dans leur trame des cochenilles symbiotes. L'adaptation à la symbiose se traduit, chez certains pucerons, cochenilles et de nombreux Homoptères hématophages, par la formation d'organes internes spécialisés, ou *mycétomes*, formés de cellules destinées à l'hébergement de micro-organismes symbiotiques, en particulier des Levures ; ces organismes, transmis d'une génération d'Insectes à l'autre, leur fourniraient les vitamines qui font défaut dans le sang dont ils se nourrissent ; cette hypothèse a pu être confirmée expérimentalement chez des punaises *(Rhodnius)* où le symbionte, un Actinomycète, n'est pas inclus dans un mycétome, mais vit librement dans la cavité du tube digestif. Au bénéfice des Champignons, notons encore que la transmission de leurs spores (quand elles sont gluantes), des pycniospores et autres éléments fécondants est fréquemment effectuée par les Insectes. L'association symbiotique *de Champignons microscopiques et de Bactéries* est fréquente dans la nature. L'exemple le plus populaire est fourni par le « Champignon du thé » ou *hongo* qu'on cultive sur une infusion de thé pour la transformer en une boisson hygiénique, riche en vitamines ; la « mère » associe une Levure ou un *Aspergillus (A. oryzae)* au *Bacterium xylinum*, qui concourent mutuellement à leur nutrition.

Les mycorrhizes résultent de l'association étroite entre le mycélium de Champignons et les racines des plantes. Toutes les plantes supérieures non chlorophylliennes saprophytes forment des mycorrhizes, ainsi que beaucoup d'arbres forestiers, Conifères et feuillus, des plantes arbustives (bruyères), des herbacées vivaces, mono- et dicotylédones (Graminées, Orchidacées, Solanacées), des Fougères et autres Ptéridophytes, quelques Bryophytes. Contrairement aux Lichens, les Champignons des mycorrhizes sont le plus souvent des Basidiomycètes : rhizoctone des orchidées, mycéliums des bolets, russules, lactaires, cortinaires, associés aux racines des arbres des forêts. Plus rarement, ce sont des Ascomycètes, telle la truffe en relation avec les « chênes truffiers », ou des Zygomycètes (*Endogone* associé au fraisier). Chez les arbres forestiers, la mycorrhize est généralement *ectotrophe :* le mycélium externe forme autour de la

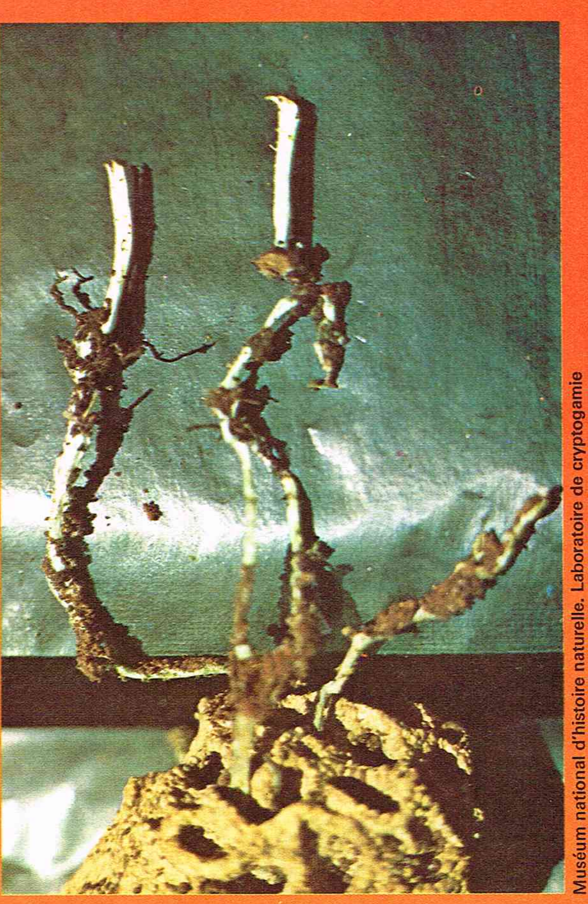
▼ *Mycose à* Mucor *de la larve de* Bombyx mori *(ver à soie).*



Vago - Alès

▲ **Fusarium roseum** *sur graines de blé. (Technique de contrôle des semences sur milieu gélosé.)*



▶ *Rouille causée par* **Puccinia arenariae** *sur œillet (à gauche).*

▶ *Le genre* **Xylaria** *se manifeste, entre autres, sur les meules de termites (à droite).*

racine un réseau serré. Chez les orchidées, les Éricacées, elle est *endotrophe :* le mycélium est logé dans les cellules des racines, où il peut former des pelotons, des ramifications en arbuscules ou même des vésicules (Fougères) ; dans le type *ecto-endotrophe*, représenté par l'association du bouleau blanc avec une russule, le mycélium forme un manchon autour de la racine, et de fins cordons qui pénètrent à l'intérieur. La croissance de certaines plantes est entièrement dépendante de leur symbionte : c'est le cas des orchidées dont la graine ne peut normalement germer qu'en présence du Champignon spécifique ; inversement, beaucoup de Champignons des mycorrhizes ne peuvent vivre qu'en symbiose avec des racines, ce qui explique que le plus grand nombre des agarics et bolets ne se trouve qu'en forêts. Mais l'association peut être moins exclusive, la présence du Champignon favorisant seulement la croissance de l'hôte ; certains Champignons mycorrhiziques *(Boletus subtomentosus)* vivent aussi bien à l'état autonome dans l'humus qu'associés aux arbres. Chez les orchidées, l'association est étroitement spécifique, mais, bien souvent, les racines des arbres forment des mycorrhizes avec un certain nombre de Champignons différents. Dans tous les cas, il y a un équilibre plus ou moins stable entre les deux termes de l'association, que l'on interprète, classiquement, comme une symbiose à bénéfices réciproques ; toutefois, actuellement, on tend plutôt à la présenter comme un exemple de parasitisme limité, dépourvu d'intérêt fondamental pour les constituants.

Modes de reproduction

La reproduction des Champignons peut s'effectuer par voie purement végétative, c'est-à-dire au moyen d'éléments spécialisés du thalle, plus ou moins différenciés, ou par divers procédés impliquant des phénomènes de type sexuel. Chez certains Champignons *(Fungi imperfecti)*, le seul mode de reproduction connu est asexué ; d'autres sont parthénogénétiques, mais la plupart sont sexués. Un tiers environ des Champignons présentent, au cours de leur développement, plusieurs modes de reproduction, généralement en deux phases distinctes : forme sexuée ou parfaite et forme asexuée ou imparfaite, qui ont parfois reçu des noms différents.

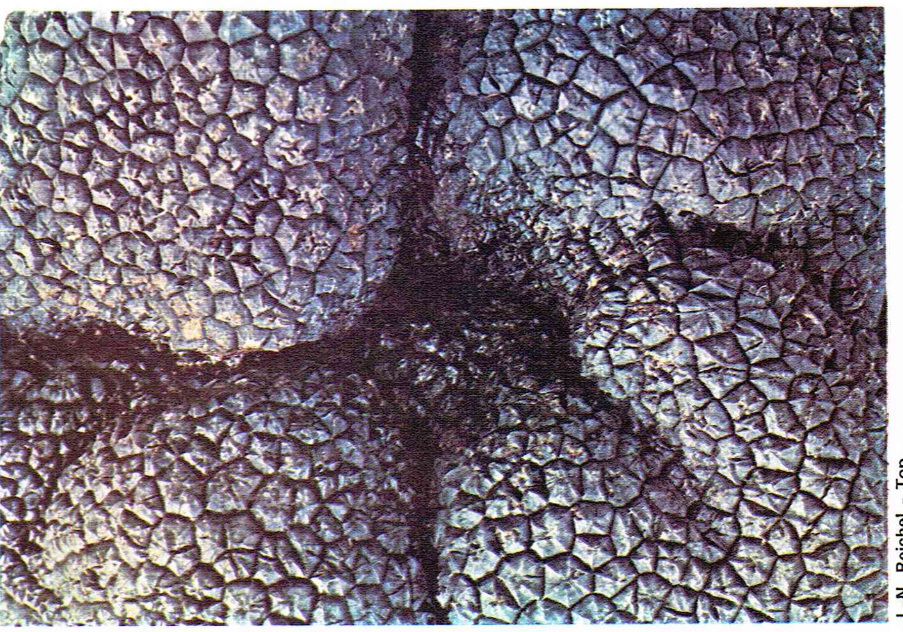
La reproduction asexuée est assurée, chez les Champignons inférieurs, siphonés, par des spores endogènes, résultant de la fragmentation du protoplasme à l'intérieur d'une cellule spécialisée, généralement plurinucléée, le *sporocyste* (= sporange, selon les auteurs) ; les Mastigomycotinés (Phycomycètes) produisent des *zoospores* mobiles, se déplaçant librement au moyen d'un ou deux flagelles ; les sporangiospores des Zygomycètes (Mucorales, par exemple) sont des *aplanospores* dépourvues de flagelles ; elles sont dispersées passivement par le vent, à moins que le sporange tout entier ne soit projeté par un effet mécanique.

Pour un grand nombre d'Ascomycètes et, moins fréquemment, pour les Basidiomycètes, la reproduction asexuée est assurée, comme chez les *Fungi imperfecti*, par des *conidies* exogènes, plus ou moins différenciées. Les plus simples résultent de la fragmentation du mycélium végétatif en segments uni- ou pluricellulaires (arthrospores) ou de son bourgeonnement (blastospores). Le plus souvent, les conidies diffèrent nettement des autres éléments du thalle végétatif par leur forme, la pigmentation et l'ornementation de leur paroi, leur septation, et elles sont produites par des *cellules conidiogènes* portées par des filaments distincts ou *conidiophores*, l'ensemble constituant l'appareil conidien ; les conidiophores peuvent être diversement ramifiés, groupés en faisceaux (*corémies* ou *synnémas* des Stilbacées), portés par de petits stromas (tubercules ou *sporodochies*) ou sur une strate pseudo-parenchymateuse (*acervule* des Mélanconiales), ou, comme chez les Sphæropsidales, inclus dans des conceptacles ou *pycnides*. La morphologie et le mode de développement de ces spores sont encore les seuls critères taxonomiques qui permettent de définir les genres et les espèces de Champignons dépourvus de forme sexuée.

Reproduction sexuée. Chez les Champignons, le processus fondamental qui caractérise ce mode de reproduction, à savoir la fusion de deux noyaux haploïdes en un *zygote* diploïde qui subit ensuite une division réductionnelle ou *méiose*, est assuré par des mécanismes très diversifiés. Comme chez la plupart des Algues et les Bryophytes, le stade végétatif du Champignon est généralement un *gamétophyte* haploïde, l'exception la plus remarquable étant fournie par le mycélium secondaire des Basidiomycètes, dicaryotique ; le plus souvent, la fusion nucléaire prend place juste avant la méiose et la formation des spores sexuelles, si bien que la phase diploïde se trouve des plus réduites. La reproduction sexuée n'implique pas nécessairement l'existence d'organes sexuels



J.-N. Reichel - Top



J.-N. Reichel - Top

▲ ***Récolte des truffes en Périgord. Ces Champignons (en bas) viennent en association mycorrhizique avec les racines des chênes.***

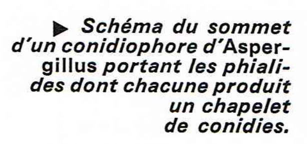


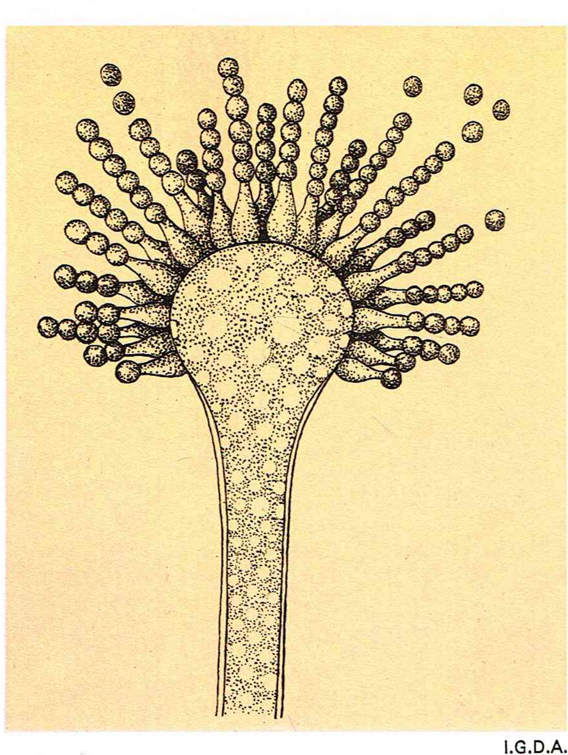
Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▲ *Conidiophores et têtes conidiennes d'*Aspergillus niger *(coloration de contraste).*

différenciés, ni la formation de gamètes; ainsi dans les groupes les plus évolués (Asco- et Basidiomycètes), la conjugaison peut se produire entre noyaux appartenant à des éléments indifférenciés du thalle. Chez les Champignons inférieurs, on suit une évolution, de la conjugaison classique entre gamètes individualisés (gamétogamie) à la fusion de rameaux spécialisés du thalle (gamétangie). Chez les *Olpidiopsis*, les gamètes ne sont autres que des individus unicellulaires. Chez la plupart des Mastigomycétinés, ce sont des cellules flagellées *(zoogamètes* ou *planogamètes)*, identiques chez certaines Chytridiales (isogamie), ou de taille différente, le gamète femelle, plus volumineux, se déplaçant moins activement que le gamète mâle (anisogamie); les Monoblépharidales sont les seuls Champignons qui aient des gamètes femelles fixés et des gamètes mâles plus petits, mobiles (oogamie). Chez les Oomycètes et les Zygomycètes, la gamétangie est de règle. Dans le premier groupe, on observe une nette disparité entre la taille du gamétange mâle *(anthéridie)* et celle du gamétange femelle *(oogone)*; celui-ci contient une ou plusieurs cellules œufs ou *oosphères* qui, après fertilisation, deviennent des *oospores* à paroi épaisse. Chez les Zygomycètes, enfin, il y a conjugaison entre deux gamétanges identiques, aboutissant à la formation de la *zygospore*.

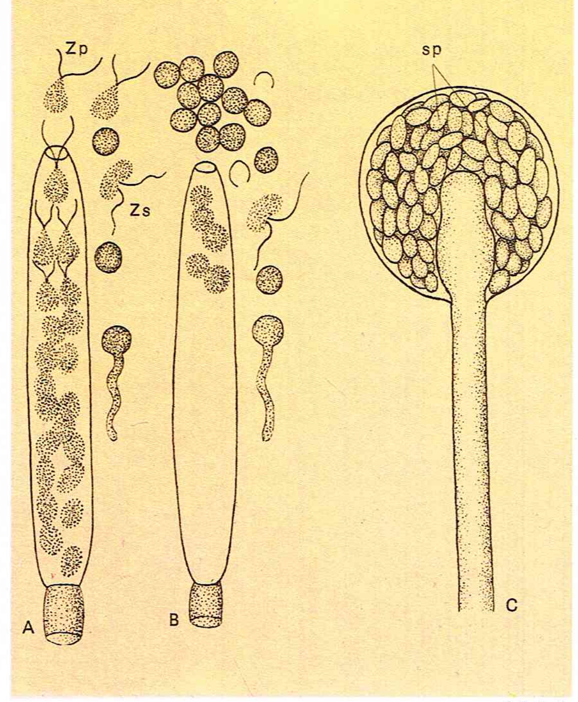
La réduction des organes sexuels est encore plus accusée chez les Champignons supérieurs. Parmi les Ascomycètes, certaines Endomycétacées produisent des gamétanges uni- ou plurinucléés, et chez les Levures, à thalle unicellulaire, la fusion se produit entre deux individus ou parfois deux ascospores. Chez certains des Ascomycètes à ascocarpe différencié, on peut reconnaître, à l'origine de la fructification sexuée, un *archicarpe* femelle surmonté d'un filament récepteur, le *trichogyne*, et un gamétange mâle; mais souvent celui-ci n'est plus fonctionnel. Parfois cependant la spermatisation s'effectue, comme chez les *Sclerotinia*, par le transfert sur une hyphe réceptrice d'une microconidie ou *spermatie;* plus fréquemment, le début du processus sexuel est marqué par l'appariement de noyaux (dicaryophase) appartenant à un même filament ou à des hyphes quelconques, sans structures sexuelles différenciées. La fusion nucléaire se produit dans une *hyphe ascogène;* elle est immédiatement suivie de la méiose et le plus souvent d'une mitose supplémentaire, de sorte qu'il se forme huit noyaux haploïdes, autour desquels s'organisent, à l'intérieur de l'*asque*, huit *ascospores*. Chez les Basidiomycètes, la dicaryophase résulte exceptionnellement de la spermatisation d'un filament récepteur; c'est le cas des Urédinales (rouilles des Végétaux); chez les Hyméno-





I.G.D.A.

▶ *Schéma du sommet d'un conidiophore d'*Aspergillus *portant les phialides dont chacune produit un chapelet de conidies.*



I.G.D.A.

▶ *Sporocystes et production de zoospores chez les Saprolégniales : genres* Saprolegnia *(A), caractérisé par le diplanétisme des zoospores (Zp et Zs), et* Achyla *(B). Sporocyste d'un* Mucor *(Zygomycètes) (C) rempli de spores inertes (sp).*

mycètes, où elle peut être de longue durée et caractérise alors le mycélium secondaire, elle est assurée par des *oïdies*, ou simplement par la fusion de deux hyphes haploïdes. La caryogamie se produit à l'intérieur d'une cellule spécialisée, la *baside*, se prolongeant par quatre stérigmates où s'insinuent les quatre noyaux provenant de la méiose; chacun d'eux est à l'origine d'une *basidiospore* exogène.

Chez de nombreux Champignons, le thalle résultant de la germination d'une seule spore est susceptible de produire des fructifications sexuées; de telles espèces sont dites *homothalliques*. Chez d'autres, *hétérothalliques*, la reproduction sexuée implique la confrontation de deux thalles d'origine distincte. Les mycéliums hétérothalliques peuvent être plus ou moins différents (dimorphisme sexuel); le plus souvent, ils sont morphologiquement indiscernables et les « sexes » ne peuvent être déterminés que par des méthodes chimiques; on les désigne communément par les signes + et —. L'hétérothallisme est conditionné par des gènes mendéliens; dans le cas le plus simple et le plus fréquent, il est sous la dépendance de deux facteurs (deux types mycéliens), et donc *bipolaire;* il est *tétrapolaire* chez certains Hyménomycètes *(Schizophyllum commune)* qui présentent quatre types de mycéliums génétiquement différents, quoique morphologiquement identiques.

Bien que les Deutéromycètes *(Fungi imperfecti)* soient, par définition, inaptes à la reproduction sexuée, la recombinaison de l'équipement génétique, chez la plupart d'entre eux, n'est pas exclue; elle est assurée par des mécanismes différents, tels que la *parasexualité* qui comporte une fusion de noyaux, mais non suivie d'une méiose typique.

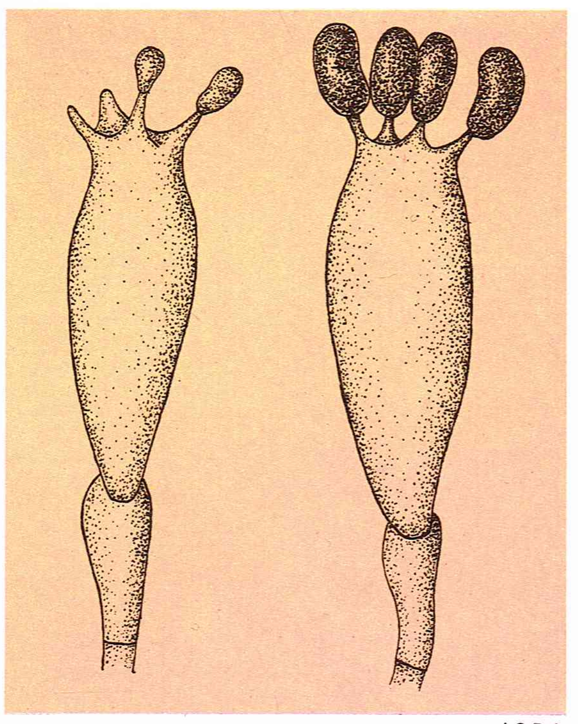
Origine et phylogénie

L'apparition des organismes eucaryotes et de la sexualité, qui marque une étape essentielle dans l'évolution de la vie, date probablement de 1 milliard 1/2 d'années ou plus. Ces Eucaryotes primitifs furent, semble-t-il, des Algues flagellées; on commence à recenser des structures comparables aux structures reproductrices des Champignons (Eumycophytes) il y a environ 1 milliard d'années. Toutefois les documents fossiles permettant de dater l'origine des Thallophytes et, plus précisément, celle des Champignons, sont rares et peu lisibles, du fait même de la nature du thalle et de l'absence de squelette interne ou externe. Les formes fossiles incontestables de Champignons sont liées à un support moins fragile, en l'occurence des Végétaux vasculaires; elles consistent en sporocarpes, le plus souvent d'ailleurs dépourvus de spores, qu'on trouve sur ou dans des feuilles ou des tiges. On constate ainsi qu'au Dévonien (400 millions d'années) et même plus tôt, il existait une flore variée et déjà évoluée de Champignons parasites et saprophytes.

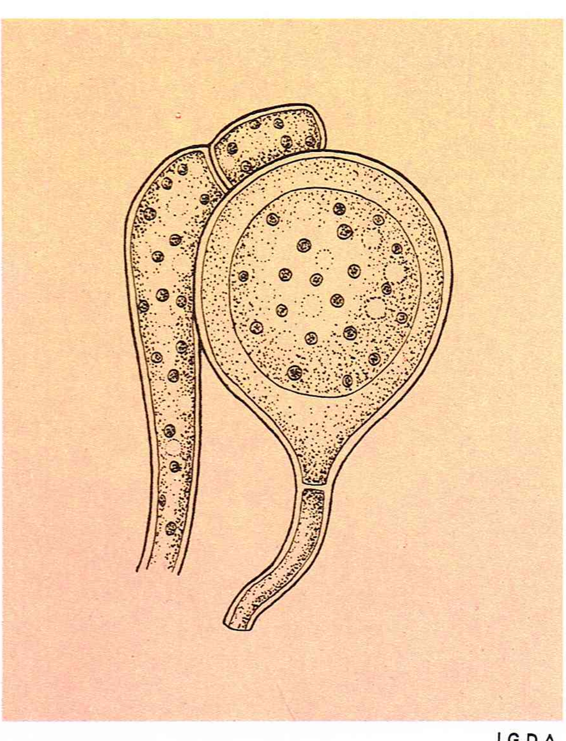
Les conceptions des mycologues concernant l'évolution des Champignons et les relations des différents groupes sont fondées sur la morphologie comparée, la cytologie, les aptitudes métaboliques, la sérologie, et sur les quelques types fossiles; elles restent encore en grande partie hypothétiques. Toutes soulignent la convergence des caractères morphologiques et des modalités de la reproduction entre Champignons et Algues; les Champignons à spores flagellées (Phycomycètes = Champignons-Algues) s'apparentent aux Algues brunes ou jaunes (Phéo-, Chryso- et Xanthophycées), tandis que les Ascomycètes montrent une analogie remarquable avec les Algues rouges (Floridées). La théorie polyphylétique, qui suppose une filiation directe entre Algues et Champignons, les Saprolégniales, par exemple, provenant des Vauchériales, les Urédinales des Floridées, etc., tend à s'effacer devant l'hypothèse d'une origine monophylétique des Eumycètes, à partir d'Algues vertes ou de Siphonales selon les auteurs, ou plus vraisemblablement à partir de Protistes flagellés incolores apparentés aux Flagellés pigmentés d'où dérivent les Algues. On reconnaît que les principaux groupes actuels de Champignons présentent plus d'analogies entre eux qu'avec n'importe quel groupe d'Algues, et on peut imaginer un tronc ancestral commun indifférencié d'où se seraient détachées précocement les deux lignées divergentes. En ce qui concerne les Champignons, on peut suivre la lignée évolutive privilégiée qui, des formes flagellées à l'oogone puis à l'asque et à la baside, conduit aux structures complexes des Champignons supérieurs. Au cours d'une longue évolution, le phylum originel a manifesté une remarquable souplesse d'adaptation, colonisant les substrats les plus variés, dans toutes les régions du globe; par le jeu des mutations et des contraintes imposées par le mode de vie et les particularités de l'habitat, les groupes de Champignons se sont largement diversifiés. Si bien que, dans la « coupe » actuelle qu'il nous est donné d'observer, les affinités naturelles ne sont pas toujours évidentes.

CLASSIFICATION

Pour délimiter les groupes fondamentaux, les mycologues systématiciens tiennent compte, traditionnellement, de la structure du thalle et des modalités de la reproduction sexuée. S'il est aisé, parmi les Champignons à mycélium cloisonné, de distinguer les *Ascomycètes*, qui forment



I.G.D.A.



I.G.D.A.

◀ ***A gauche : schéma de baside montrant la formation des quatre stérigmates et les basidiospores.***

◀ ***A droite : mode de fécondation oogame (Albugo sp., Péronosporales) ; l'anthéridie entre en contact avec l'oogone.***

J. Six



leurs spores à l'intérieur des asques, et les *Basidiomycètes*, qui produisent des spores exogènes sur des basides, les coupures sont plus difficiles à établir sans ambiguïté parmi les formes dites inférieures, à thalle siphoné ou réduit.

R. Heim (1957) et E. Gaümann (1964) distinguent, sous le nom d'*Archimycètes*, les formes à phase végétative unicellulaire ou plasmodiale, généralement parasites, et qui portent des sporanges à zoospores mobiles. Les Champignons à mycélium non septé (*Siphomycètes* selon Heim, *Phycomycètes* pour Gaümann) se répartissent en *Oomycètes*, produisant des gamètes dans des gamétanges distincts, puis des oospores, et en *Zygomycètes*, unissant des gamétanges pour donner la zygospore. M. Chadefaud (1960), à la suite de F. Moreau (1953), attribue une importance fondamentale au critère de motilité des spores asexuées ou des gamètes, qui traduit la parenté des Champignons et des Algues, et conditionne la biologie et l'écologie de certains groupes. Il réserve le nom de *Phycomycètes* aux Champignons à zoïdes (spores ou gamètes mobiles) flagellés, auprès desquels il classe les *Myxomycètes*, à thalle plasmodial, et le petit groupe des *Trichomycètes* pourvu de zoïdes amiboïdes, non flagellés. Les *Zygomycètes* rejoignent les *Eumycètes (Asco-* et *Basidiomycètes)* parmi les formes dépourvues de zoïdes.

Cette coupure essentielle est retenue par les auteurs anglo-saxons (*Dictionary of Fungi*, 6e éd., 1971) qui attribuent le rang de sous-division aux *Mastigomycotinés*, définis par leurs spores flagellées, et réduits aux Phycomycètes; les Myxomycètes (Myxomycota), comme nous l'avons vu, sont exclus des Champignons proprement dits (Eumycota); quant aux Trichomycètes, ils s'apparenteraient aux Zygomycètes.

Le groupe des *Fungi imperfecti* (*Adélomycètes* sec. Heim, *Deutéromycètes* auct.), caractérisés par leur seule reproduction asexuée, n'apparaît pas chez tous les auteurs qui les considèrent, non sans raison, comme un stade particulier dans le cycle de développement de Champignons sexués. Le nombre et la diversité de leurs formes, leurs caractères biologiques, comme le fait que nombre d'espèces végètent en toute autonomie, autorisent toutefois à les traiter comme un groupe indépendant; on leur attribue conventionnellement la valeur d'une sous-division sous le nom de *Deutéromycotinés*.

Nous suivrons ici, jusqu'au rang de l'ordre, le schéma de classification adopté dans les plus récentes publications du Commonwealth Mycological Institute de Kew (cf. *Dictionary of Fungi*, 1971). Le tableau que nous reproduisons établit la correspondance des termes proposés antérieurement par les auteurs français et par le Suisse Gaümann, dont les ouvrages font autorité en Europe.



J. Six

MASTIGOMYCOTINÉS

La sous-division des Mastigomycotinés regroupe tous les Champignons à *zoospores* (= zoïdes). On les qualifie aussi de Phycomycètes *(sensu stricto)* ou Champignons-Algues; comme les Algues, en effet, ils présentent au cours de leur développement au moins un stade mobile à cellules flagellées, qui peuvent être des zoospores asexuées ou des zoogamètes. Trois types de zoïdes ont été décrits chez les Eumycètes; ils caractérisent chacune des trois classes de Mastigomycotinés :

chez les *Chytridiomycètes,* les zoospores possèdent un seul flagelle *postérieur* lisse, en fouet;

chez les *Hyphochytridiomycètes,* le flagelle unique est inséré à la partie *antérieure* de la zoospore et pourvu d'appendices latéraux ou *mastigonèmes,* disposés sur deux rangs (flagelle plumeux);

chez les *Oomycètes,* la zoospore est *biflagellée;* les deux flagelles, insérés en position latérale ou subapicale, sont différents : un flagelle antérieur plumeux et un fouet postérieur, lisse, généralement plus long.

Les flagelles ont la structure typique qui se rencontre chez presque tous les êtres vivants, Végétaux et Animaux; ils sont constitués de onze fibrilles longitudinales, deux au centre du fouet, les neuf autres, plus grosses, à la périphérie, et pourvus à leur base d'un granule (blépharoplaste ou *mastigosome*) relié au noyau par un *rhizoplaste.*

Le thalle végétatif des Mastigomycotinés est de structure relativement simple, toujours cœnocytique. Il peut être réduit à une cellule uninucléée, simple ou pourvue de rhizoïdes, ou constituer un mycélium siphoné, portant un appareil reproducteur différencié.

La possession de zoospores implique la présence d'eau pour assurer leur dispersion, et la plupart des Mastigomycotinés vivent dans les eaux douces ou marines; cependant les formes les plus évoluées se sont libérées de l'habitat aquatique, et un certain nombre d'Oomycètes vivent dans le sol. On rencontre chez les Phycomycètes de nombreuses formes parasites d'Animaux ou de Végétaux, mais aussi des saprophytes et des organismes symbiotiques.

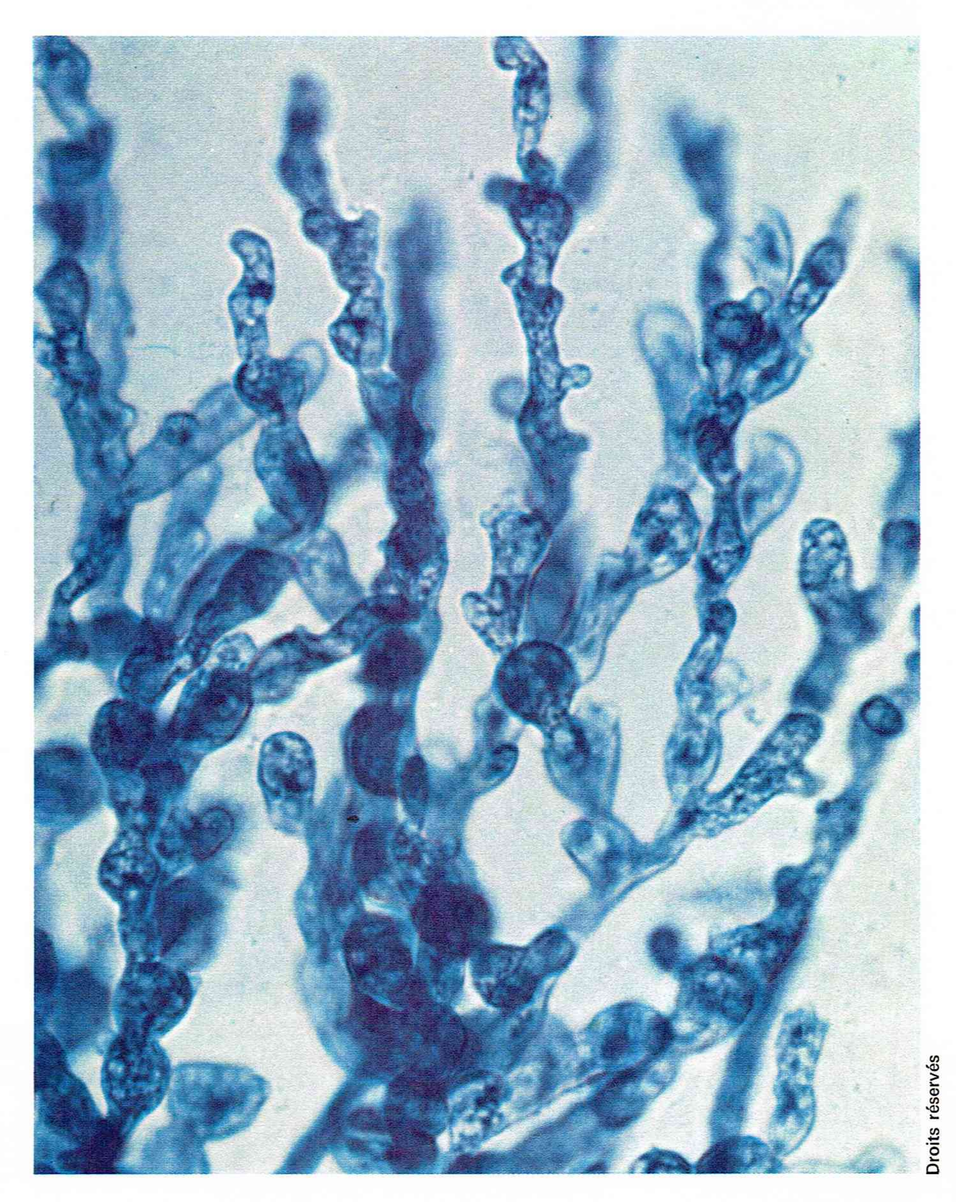
En raison des types différents de zoospores rencontrés chez les Mastigomycotinés, on peut penser que l'origine du groupe est polyphylétique, chacune des classes ayant sans doute évolué séparément à partir d'organismes ancestraux sans relations évidentes.

Cette sous-division, avec cent quatre-vingt-dix genres et plus de mille espèces, est un assemblage d'organismes qui présentent certains caractères communs, dont la reproduction par zoospores; elle n'en constitue pas pour autant un groupe naturel.

CHYTRIDIOMYCÈTES

Les Chytridiomycètes sont essentiellement caractérisés par la morphologie de leurs zoospores, pourvues d'un seul flagelle postérieur, lisse. Quant à leur biologie et à la structure de leur thalle, les Champignons de ce groupe sont extrêmement diversifiés. Ce sont des organismes aquatiques, microscopiques, généralement parasites d'Algues d'eau douce ou d'animalcules; certains sont hyperparasites; d'autres végètent en saprophytes sur les débris organiques; un petit nombre d'entre eux enfin sont marins.

Leur thalle est cœnocytique, à paroi chitinoïde comme celle des Champignons supérieurs. L'élément fondamental est une cellule uni- ou plurinucléée, ou « centre », qui peut se transformer entièrement en sporocyste (formes *holocarpiques*) ou porter des fructifications distinctes (formes *eucarpiques*). Chez les espèces les moins différenciées, le centre est simplement fixé au substrat par des rhizoïdes assimilateurs; chez les organismes les plus complexes, le centre émet à sa base un système de siphons mycéliens qui peuvent produire des centres secondaires, et porte à sa partie supérieure des filaments dressés garnis de sporocystes ou de gamétocystes. L'espèce est dite *monocentrique* si elle comporte un seul centre de croissance et de développement, *polycentrique* s'il y a plusieurs centres végétatifs et plusieurs organes reproducteurs. La classe est divisée en trois ordres dont nous allons énumérer les principaux caractères.



▲ ***Mycélium non cloisonné de* Phytophthora sp. (*culture* in vitro).**

Les *Chytridiales* ont un thalle réduit, soit holocarpique, soit eucarpique avec un système de rhizoïdes et un ou plusieurs éléments reproducteurs distincts. La zoospore contient généralement un seul globule lipidique volumineux; sa germination est unipolaire. Les représentants des deux autres ordres sont presque toujours polycentriques, avec un système végétatif bien développé. La zoospore est dépourvue de globule lipidique et sa germination est bipolaire.

Les *Blastocladiales* ont un thalle typique, qui comporte une cellule basale ancrée dans le substrat par un système de rhizoïdes; leur reproduction sexuée est assurée par des gamètes mâles et femelles flagellés, égaux ou inégaux.

Les *Monoblépharidales* n'ont plus de centre bien défini, mais un appareil végétatif entièrement filamenteux, constitué de siphons abondamment ramifiés. Leur reproduction sexuée est oogame : le spermatozoïde flagellé féconde une cellule femelle inerte, fixée au thalle.

Chytridiales

Avec quatre cent soixante espèces réparties en plus de quatre-vingt-dix genres, soit neuf ou dix familles, c'est le groupe le plus important des Chytridiomycètes. La plupart sont aquatiques, vivant en saprophytes ou en parasites, mais un certain nombre végètent dans le sol sur des débris animaux ou végétaux, et quelques-uns s'attaquent aux organes souterrains de Végétaux supérieurs, tel *Synchytrium endobioticum*, agent de la gale verruqueuse de la pomme de terre, parfois responsable de dégâts importants dans les cultures. Certains saprophytes du sol, qui sont capables de décomposer la cellulose, la chitine ou la

Page ci-contre :
▲ Amanitopsis vaginata *variété* fulva *(Basidiomycètes).*

◀ Peziza aurantia *(Ascomycètes).*

kératine, peuvent être capturés par des « pièges » de cette nature, et cultivés en milieu synthétique. On leur reconnaît ainsi des caractères physiologiques considérés comme primitifs : ils sont capables de réduire les sulfates, utilisent à la fois les nitrates et les sels ammoniacaux, et certains synthétisent eux-mêmes les vitamines indispensables à leur croissance.

Le thalle, toujours rudimentaire, est constitué chez les formes les plus simples *(Olpidium* et *Synchytrium)* par un sac sphérique ou cylindrique délimité par une paroi. Chez la plupart des Chytridiales, cette cellule, génératrice de spores, est accompagnée d'un système de rhizoïdes spécialisés dans les fonctions d'assimilation ; la différenciation la plus poussée s'observe chez les *Cladochytrium* où le système rhizoïdal constitue un *rhizomycélium* ramifié dont les branches latérales se renflent à leur extrémité pour former les sporocystes.

L'organe de reproduction asexuée est le zoosporange (sporocyste), cellule plurinucléée dont le contenu se fragmente en un nombre variable de zoospores, enrobées dans une matrice spongieuse ; il est pourvu d'un ou plusieurs tubes de décharge ou papilles. A maturité, la matière inerte du sporange absorbe de l'eau, se gonfle, et la pression interne expulse les zoospores. Chez les Chytridiales *inoperculées*, les plus nombreuses (*Olpidium, Cladochytrium,* etc.), un pore s'ouvre à l'extrémité de la papille par dissolution de sa paroi ; chez les *operculées (Chytridium, Nowakowskiella)*, le sommet du tube de décharge se découpe en couvercle ou en clapet. La zoospore se déplace librement dans l'eau en nageant activement par des mouvements rythmiques ou saccadés de son flagelle, ou rampe par des mouvements amiboïdes. Après une période de mobilité, elle s'enkyste au contact d'un hôte ou d'un substrat approprié ; le flagelle se rétracte ou disparaît. Le corps de la zoospore reproduit un nouveau thalle, soit que son contenu pénètre dans la cellule de l'hôte où il se transforme directement en sporange (espèces holocarpiques), soit qu'il émette des rhizoïdes et s'accroisse ensuite pour former le sporocyste ; dans certains cas, celui-ci est précédé par un stade à prosporange dépourvu de rhizoïdes ; chez les espèces polycentriques, la zoospore en germant donne un rhizomycélium limité, portant une cellule renflée ; ce centre primaire émet à son tour de nouvelles branches du rhizomycélium, génératrices de sporanges.

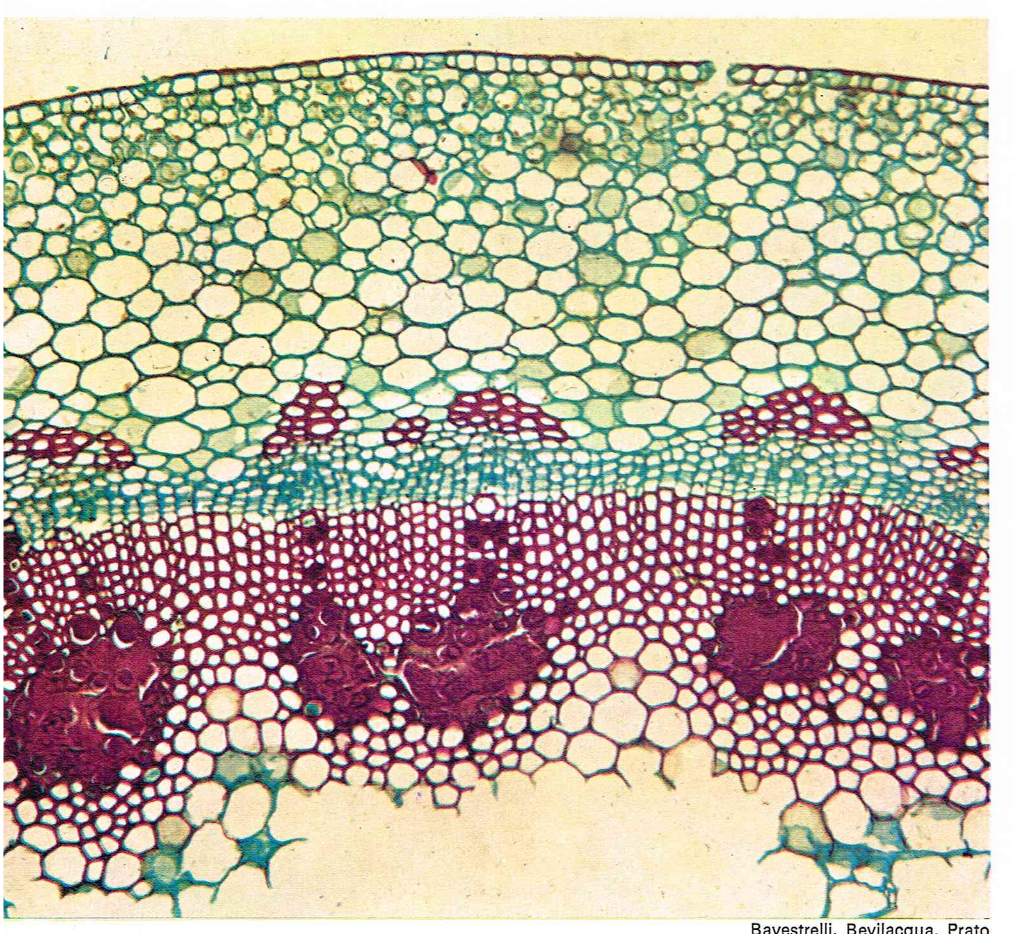
La reproduction sexuée n'a été observée que chez un petit nombre d'espèces de Chytridiales, et ses modalités font l'objet d'interprétations diverses. Elle peut résulter de la fusion de deux gamètes flagellés identiques entre eux et indiscernables des zoospores ; ou bien la conjugaison se produit entre les protoplastes de deux thalles adjacents. Le zygote se transforme en une spore résistante ou un sporange où a lieu la méiose ; en général, la germination de ces formes de résistance libère des zoospores qui sont à l'origine d'une nouvelle phase végétative.

Les formes de Chytridiales holocarpiques, endobiotiques, appartiennent aux familles des *Olpidiacées* et des *Synchytriacées*. Les *Olpidium* végètent pour la plupart dans des Végétaux aquatiques microscopiques ; certains parasitent le protonema des Mousses, et d'autres vivent dans les feuilles ou les racines des plantes supérieures, sans causer de dégâts très importants. *O. brassicae* est commun dans les racines des choux, surtout en terrain humide, mais on le trouve également sur d'autres hôtes. Une cellule épidermique ou corticale de la racine infectée contient un ou plusieurs thalles sphériques ou cylindriques, dépourvus de rhizoïdes, qui s'y transforment en zoosporanges ; les zoospores libérées infectent de nouvelles racines et le cycle végétatif continue. Dans certaines racines infectées, on trouve également des spores durables à paroi épaisse, binucléées, qui résultent sans doute de la fusion, à l'extérieur de l'hôte, de deux zoospores fonctionnant comme gamètes ; cette conjugaison a été démontrée chez *O. viciae* et *O. trifolii*. L'*Olpidium* de la laitue est souvent associé à une chlorose des feuilles, et il y a tout lieu de penser que les zoospores du Champignon servent de vecteurs à des Virus. *Asterocystis radicis*, parasite intracellulaire des poils absorbants des racines du lin, peut provoquer la mort de la plante.

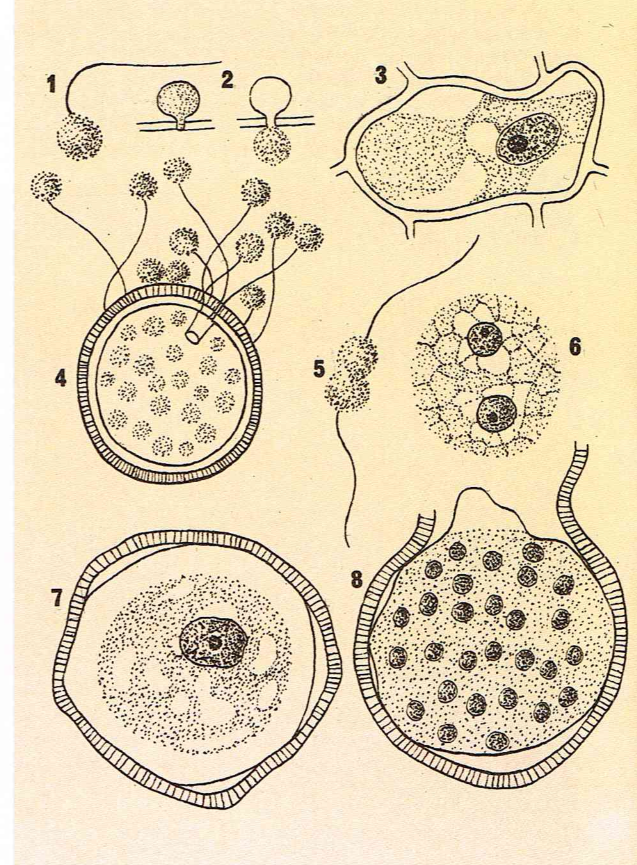
Le cycle de *Synchytrium endobioticum*, agent de la gale verruqueuse noire de la pomme de terre, maladie répandue dans toutes les régions de production, est plus complexe que celui des Olpidiacées. Le thalle intracellulaire se transforme, non pas directement en sporange,

▶ *Cycle biologique d'*Olpidium viciae *: 1 : zoospore ; 2 : zoospore pénétrant dans l'hôte ; 3 : forme végétative à l'intérieur d'une cellule ; 4 : zoosporange libérant des zoospores ; 5 : fusion de deux zoospores fonctionnant comme gamètes ; 6 : plasmozygote binucléé ; 7 : spore durable uninucléée ; 8 : spore durable en germination.*

▼ *Coupe histologique effectuée dans une racine parasitée par* Olpidium brassicae.



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato



I.G.D.A.

mais en un *prosore*, à paroi chitineuse (spore d'été), qui donne naissance à un groupe de sporanges (quatre à neuf) ou *sore*. La reproduction sexuée résulte de la conjugaison de deux zoogamètes identiques donnant naissance à un zygote mobile, biflagellé, et conduit à la formation de *spores durables* à paroi épaisse, verruqueuse, qui, libérées par la mort des tissus infectés, peuvent persister dans le sol pendant plusieurs années. La spore durable fonctionne comme un prosporange qui donne, en germant, un sporange unique. L'infection des organes souterrains jeunes de la pomme de terre est assurée soit par les zoospores, soit par les zygotes. Les excroissances brun-noir, « en chou-fleur », qui caractérisent les tubercules malades résultent de l'hypertrophie et de la multiplication accélérée des cellules de l'hôte en réaction contre la présence du parasite.

Le type de thalle eucarpique, monocentrique, est illustré par *Rhizophidium pollinis,* qui parasite le pollen des pins tombé dans l'eau, et les autres espèces du genre, vivant aux dépens d'Algues vertes filamenteuses; leur thalle, unicellulaire, est fixé au substrat par des rhizoïdes qui pénètrent seuls dans les cellules parasitées. *Polyphagus euglenae* forme des rhizoïdes assez longs pour parasiter à la fois plusieurs euglènes. *Rhizophlyctis rosea*, qui tient sa couleur rose vif de sa richesse en pigments caroténoïdes, est un saprophyte vivant dans le sol sur des substrats riches en cellulose; il joue certainement un rôle important dans la dégradation des déchets cellulosiques.

Les *Chytridium* (quarante espèces), caractérisés par leurs sporanges operculés, sont pour la plupart parasites épibiotiques d'Algues, d'autres Champignons ou de Protozoaires; *C. olla* parasite électivement les oogones et les oospores des *Oedogonium;* des spores durables se forment sur le trajet des rhizoïdes, à l'intérieur des cellules de l'hôte. Les *Entophlyctis* (*E. vaucheriae* dans les Vauchériales, *E. helioformis* dans les nitelles) sont endobiotiques : leur thalle est tout entier situé dans les cellules parasitées.

Le thalle polycentrique se rencontre chez les *Cladochytrium*, pour la plupart saprophytes sur des débris végétaux aquatiques *(C. replicatum)*, et les *Urophlyctis*, qui provoquent des galles sur les racines et les tiges de



Photo Bourgeois

▲ **Synchytrium endobioticum,** ***agent de la galle verruqueuse de la pomme de terre.***

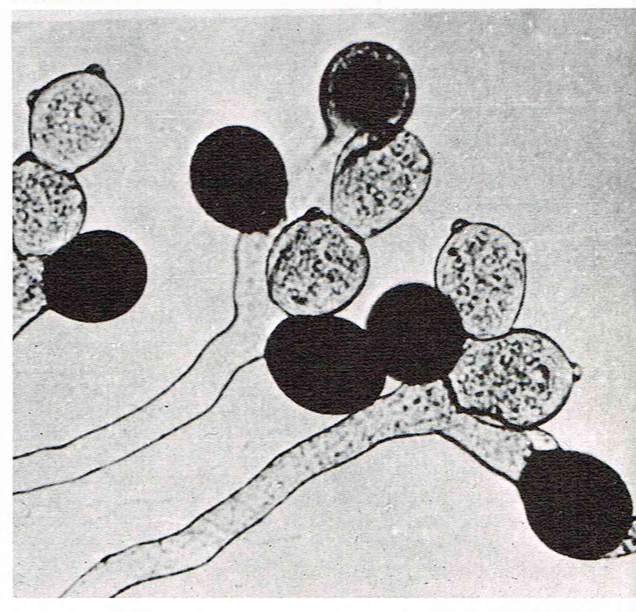
◀ ***Spores durables d'*****Urophlyctis** ***sur tige de vesce*** **(Vicia sepium).**



Muséum national d'histoire naturelle. Laboratoire de cryptogamie

▲ *Grappe de raisins et feuille de vigne parasitée par* Plasmopara viticola *(agent du mildiou; cette maladie prend le nom de rot brun quand elle atteint les grappes déjà âgées).*

Faculté des sciences. Laboratoire de botanique



▶ Allomyces. *Sporocystes et kystes.*

plantes supérieures : ainsi *U. maydis* est l'agent de la maladie des taches brunes du maïs, et *U. alfafae* provoque des tumeurs à la base des pieds de luzerne. Chez tous ces organismes, le rhizomycélium, bien développé, porte de multiples sporanges qui se développent successivement à partir du centre primaire né de la zoospore. Le genre *Nowakowskiella* réunit presque toutes les Chytridiales polycentriques à sporanges operculés ; ce sont des saprophytes du sol et des débris végétaux.

Blastocladiales

Les Blastocladiales (huit genres, soixante espèces) sont des Champignons du sol, de l'eau ou des débris animaux et végétaux, pour la plupart saprophytes, à l'exception des espèces du genre *Coelomomyces*, parasites obligatoires d'Insectes (en particulier des larves de moustiques), dont le thalle est réduit à un plasmode nu, dépourvu de rhizoïdes. Les autres Blastocladiales sont eucarpiques, depuis les formes les plus simples *(Blastocladiella)*, monocentriques, jusqu'aux organismes polycentriques les plus complexes, tels les *Allomyces* des sols tropicaux; leur appareil végétatif comporte un stipe dressé, pourvu de rhizoïdes à la base, se ramifiant en branches dichotomiques ou en sympodes au pôle opposé ; les sporanges de divers types sont portés à l'extrémité de ces rameaux. Un caractère remarquable du stade végétatif des Blastocladiales est la production de sporanges durables à paroi brune, mélanisée, ornée de ponctuations ; à la différence des Chytridiales, ces cellules résistantes ne sont pas le produit immédiat d'une conjugaison. Les Blastocladiales se distinguent encore des Chytridiales par le mode de germination bipolaire de leurs zoospores : après avoir perdu son flagelle, le kyste produit à sa base un filament qui se ramifie en rhizoïdes et, au pôle opposé, un tube germinatif plus long générateur du stipe portant les sporanges.

La reproduction sexuée est assurée par la conjugaison de gamètes mobiles égaux ou inégaux; mais le cycle de reproduction n'est pas constant à travers tout le groupe. Chez certaines espèces *(Allomyces anomalus)*, la forme asexuée est seule connue ; chez d'autres *(A. cystogenes)*, le thalle végétatif est diploïde ; la méiose se produit dans un kyste durable, et la phase haploïde libre est réduite aux gamètes ; dans les cas les plus complexes *(A. arbuscula)*, il y a alternance d'un gamétophyte haploïde et d'un sporophyte diploïde isomorphes ; un tel type de cycle est exceptionnel chez les Champignons filamenteux.

L'ordre des Blastocladiales comprend trois familles : *Cœlomomycétacées* (réduites au seul genre *Coelomomyces*) ; *Caténariacées* (les *Catenaria*, parasites de Nématodes, d'Anguillules ou d'autres Champignons, y compris les *Allomyces*; les *Catenomyces*) ; *Blastocladiacées*. Ce dernier groupe est le plus important et le mieux connu ; certaines espèces *(Allomyces, Blastocladiella)* s'isolent aisément en cultures pures, et l'on possède des informations précises sur leur nutrition et leur physiologie. Les *Allomyces* (six espèces réparties en trois sous-genres selon la complexité de leur cycle) sont surtout fréquents dans la boue ou le sol en régions tropicales ou subtropicales ; mais on les cultive facilement au laboratoire, où leurs cycles de développement ont été reconstitués ; les espèces de ce genre et leurs hybrides ont fait l'objet de multiples travaux de cytologie et de génétique. Les *Blastocladia* sont aquatiques ; certains, qui supportent de fortes teneurs en CO_2 et une faible oxygénation, se rencontrent dans les eaux polluées. Les *Blastocladiella* ont un thalle de petite taille, portant un seul sporange globuleux, à paroi mince et souvent vivement coloré en orange par des pigments caroténoïdes, ou à paroi brune, épaisse ; chez *B. emersonii*, la formation des spores résistantes est stimulée par CO_2 ou par le bicarbonate.

Monoblépharidales

Ce petit ordre de Champignons aquatiques est remarquable par son mode de reproduction sexuée, qui est une oogamie typique ; ce sont les seuls Champignons qui aient à la fois des gamètes femelles non mobiles et des gamètes mâles mobiles, plus petits. Il comprend la seule famille des *Monoblépharidacées* dont les trois genres sont saprophytes sur les substrats organiques submergés et dans les eaux stagnantes riches en détritus.

Leur thalle est eucarpique, filamenteux ; des sporocystes allongés s'individualisent par une cloison à l'extrémité des hyphes ; ils produisent des zoospores à flagelle postérieur, qui assurent la reproduction végétative.

Chez les *Monoblepharis,* où la reproduction sexuée a été particulièrement observée, les organes sexués, disposés en sympode terminal, se forment généralement sur les mêmes individus que les sporocystes ; l'anthéridie est un segment étroit où se forment des spermatozoïdes ; l'oogone qui lui est adjacent est renflé et contient une seule oosphère sphérique uninucléée. A maturité, une papille s'ouvre dans la paroi de l'oogone, par où pénètre un zoogamète mâle qui se conjugue à l'oosphère ; selon les espèces, l'œuf fécondé reste dans l'oogone ou rampe à l'extérieur de la papille. L'oospore, entourée d'une membrane brune lisse ou verruqueuse, constitue une forme de résistance qui entre en repos hivernal ; elle germe quand les circonstances sont favorables en produisant un mycélium végétatif. A la différence des *Monoblepharis,* le spermatozoïde des *Monoblepharella* et *Gonapodya* conserve son flagelle après la fécondation, de sorte que le zygote est flagellé et sort librement de l'oogone avant de s'enkyster.

HYPHOCHYTRIDIO-MYCÈTES

Cette classe ne comporte qu'une quinzaine d'espèces (un seul ordre, Hyphochytriales), qui ont la même organisation et la même biologie que les Chytridiales. Ils en diffèrent par la position antérieure du flagelle de la zoospore, qui est de type plumeux (pleuronématé). Le thalle est réduit, holocarpique, dans la famille des *Anisolpidiacées,* parasites d'Algues brunes *(Anisolpidium ectocarpii).* Il est eucarpique, monocentrique chez les *Rhizidiomycétacées,* comparables aux Chytridiales Rhizidiacées ; *Rhizidiomyces apophysatus* parasite les oogones de Saprolégniales. Enfin, les Hyphochytriacées, habituellement saprophytes, ont un mycélium relativement développé et sont polycentriques ; *Hyphochytrium catenoides* se développe sur le maïs pourri.

OOMYCÈTES

Parmi les Mastigomycétinés, les Oomycètes se distinguent par leurs zoospores pourvues de deux flagelles insérés au voisinage l'un de l'autre ; l'un de type plumeux, dirigé vers l'avant, l'autre en fouet traînant vers l'arrière ; ces zoospores biflagellées pourraient représenter un type archaïque de zoïde, la disposition uniflagellée de celles des Chytridiomycètes marquant au contraire une évolution régressive.



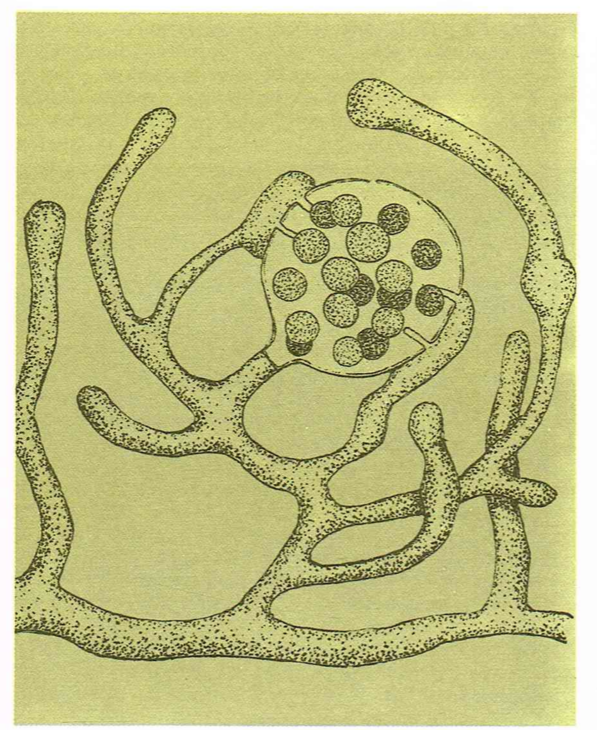
Photo Vegh. Droits réservés

▲ ***Organes sexués de* Phytophthora megasperma *(culture* in vitro*).***

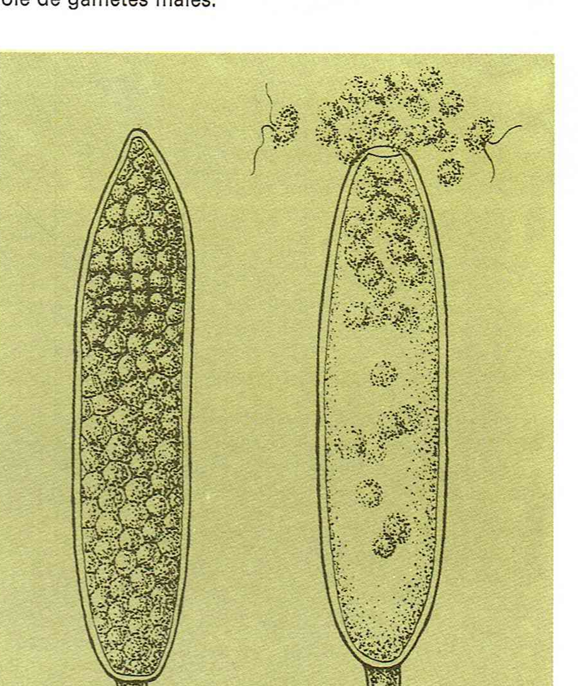
Les Oomycètes sont, en principe, des Champignons aquatiques, quoique certaines Saprolégniales et Péronosporales poussent dans les sols humides. Parmi les Péronosporales, un petit nombre de parasites obligatoires de plantes supérieures ne produisent plus de zoospores : les sporanges qui sont détachés de leur support et dispersés par le vent se comportent en effet comme des conidies.

Le thalle est unicellulaire, holocarpique chez les formes les moins élaborées, aquatiques et parasites ; le plus souvent il est eucarpique, avec un mycélium cœnocytique bien différencié. A la différence des autres Champignons, le thalle des Oomycètes a des parois dépourvues de chitine ; elles sont constituées principalement de glucanes, dont une certaine proportion de cellulose.

La reproduction sexuée est oogame, et conduit à la formation d'une *oospore* durable, à paroi épaisse. La conjugaison ne se fait plus entre gamètes mobiles, mais entre deux thalles (chez les formes holocarpiques) ou, le plus souvent, entre un oogone contenant une ou plusieurs oosphères et des filaments anthéridiens jouant le rôle de gamètes mâles.



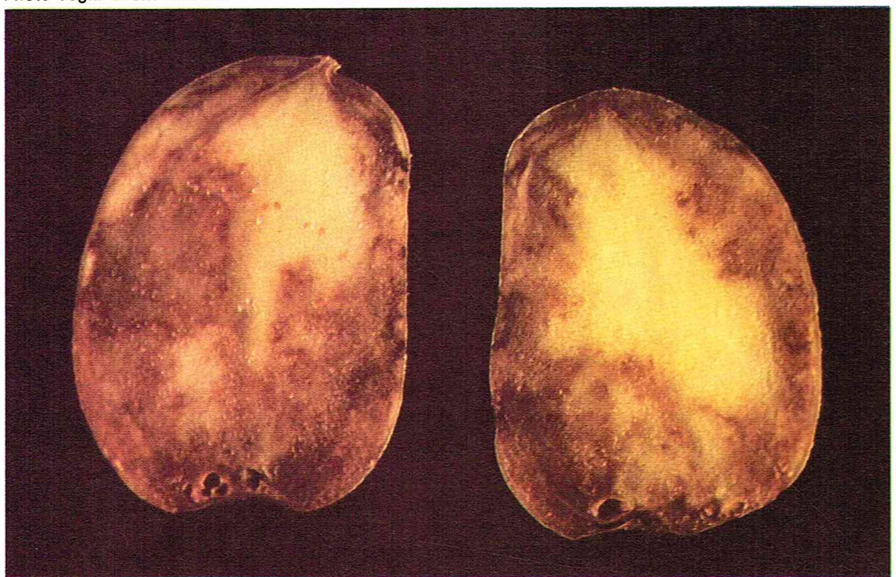
I.G.D.A.



I.G.D.A.

◀ ***Fécondation d'un oogone de Saprolégniale (à gauche).***

◀ ***Sporocyste et production de zoospores chez* Achyla lignicola *(Saprolégniales) [à droite].***



▲ *Mildiou sur tubercule de pomme de terre* (**Phytophthora infestans**).

La classe des Oomycètes, qui contient soixante-dix genres et plus de cinq cents espèces, est divisée en quatre ordres : Lagénidiales, Saprolégniales, Leptomitales, Péronosporales, montrant une différenciation croissante du thalle et le passage de la vie aquatique à la vie aérienne.

Lagénidiales

L'ordre groupe des formes aquatiques, généralement parasites d'Algues filamenteuses, d'autres Champignons ou d'animalcules aquatiques ; une espèce nord-américaine, *Lagenocystis radicola,* vit toutefois dans les racines de certaines Graminées. L'organisation de ces Champignons est toujours simple, le plus souvent unicellulaire. C'est le cas de *Lagenocystis,* des *Olpidiopsis* (parasites de Saprolégniales), des *Myzocytium* dont une espèce, *M. vermicolum,* parasite les anguillules, et des *Sirolpidium* (*S. zoophthorum,* qui s'attaque aux Mollusques marins, en particulier aux jeunes huîtres). Chez ces organismes holocarpiques, la reproduction sexuée, quand elle est connue, s'effectue par la conjugaison de deux thalles de taille différente. Les *Lagenidium,* représentés par plus de vingt espèces, sont filamenteux ; *L. giganteum* est commun sur les larves de moustiques et de petits Crustacés ; *L. callinectes* détruit les œufs du « crabe bleu » (consommé en Amérique du Nord).

Saprolégniales

Souvent appelées « moisissures aquatiques », les Saprolégniales vivent presque exclusivement dans les eaux douces ou dans les mers, en saprophytes sur les déchets organiques, ou en parasites d'Algues, d'Invertébrés marins ou de Poissons ; connues dans le monde entier elles sont surtout fréquentes dans les zones tempérées de l'hémisphère Nord. Elles sont caractérisées par le diplanétisme de leurs zoospores, au moins dans les cycles les plus complexes illustrés par *Saprolegnia* ou *Achlya*. Les Ectrogellacées, endoparasites d'Algues brunes et rouges, et les Haliphthoracées, parasites de Diatomées et d'Invertébrés marins, sont des organismes holocarpiques ; les Thraustochytridiacées, saprophytes sur les Algues marines, ont un thalle eucarpique ressemblant aux *Chytridium*. Les espèces les plus nombreuses et les mieux connues appartiennent à la famille des Saprolégniacées (dix-neuf genres), d'organisation plus complexe. Elles possèdent un mycélium cœnocytique bien développé, à paroi cellulosique. Les sporocystes cylindriques, à peine plus larges que les filaments végétatifs, s'individualisent par une cloison à l'extrémité des hyphes ; ils produisent, par clivage du protoplasme plurinucléé, des *zoospores primaires* à deux flagelles insérés au pôle apical. Chez les *Saprolegnia,* elles s'échappent par un pore à l'extrémité du sporocyste et, après une période de motilité, perdent leurs flagelles et s'enkystent. Chez *Achlya,* elles s'immobilisent dès la sortie du sporocyste et s'accumulent au voisinage du pore ; chez les *Dictyuchus,* souvent terrestres, l'enkystement se produit à l'intérieur même du sporocyste. Chez les trois genres, la germination de ces kystes produit des *zoospores* secondaires réniformes, à flagelles latéraux, qui s'enkystent à leur tour. Les zoospores secondaires germent en donnant soit une zoospore identique, soit un nouveau thalle filamenteux. Chez les *Aplanes,* tout stade flagellé a disparu ; les nouveaux thalles sont produits par les spores primaires, à l'intérieur du sporocyste.

La reproduction sexuée des Saprolégniales est *oogame,* avec des organes mâles et femelles, mais sans formation de gamètes flagellés. L'oogone globuleux, formé sur une courte branche latérale de l'hyphe, contient plusieurs *oosphères* uninucléées (gamètes femelles) ; chacune peut être fécondée par une *anthéridie,* rameau mince, aplati, issu du même filament que l'oogone (espèces homothalliques) ou d'un thalle différent (*Achlya sexualis, A. ambisexualis,* hétérothalliques). Le noyau de l'anthéridie passe dans l'oosphère par l'intermédiaire d'un siphon copulateur. Chaque zygote acquiert une paroi épaisse et devient une *oospore* qui entre en phase de repos ; en germant, elle produit, selon les conditions de nutrition, un mycélium végétatif ou un court filament terminé par un sporocyste.

Les phénomènes nucléaires sont encore mal connus chez les Saprolégniales ; il est possible que la méiose ne se produise qu'à la différenciation des gamètes, et que la phase végétative soit entièrement diploïde. On est mieux renseigné sur les mécanismes physiologiques mis en jeu au cours de la reproduction sexuée ; l'analyse expérimentale a mis en évidence des facteurs hormonaux qui



▶ **Plasmopara viticola** : *conidiophores et conidies.*

règlent les diverses phases successives de la reproduction. Certaines des Saprolégniacées ont une importance économique non négligeable; ainsi *Saprolegnia parasitica* peut causer des épidémies dans les élevages de Poissons.

Leptomitales

Ces Champignons, saprophytes des eaux douces (une vingtaine d'espèces), rappellent les Saprolégniales par leur structure et leur mode de vie. Ils en diffèrent surtout par la morphologie de leur thalle dressé, qui présente à intervalles réguliers des étranglements caractéristiques, souvent obturés par des grains de *celluline*, sécrétés par le cytoplasme. En outre, chaque oogone renferme une seule oosphère. *Leptomitus lacteus* est fréquent dans les eaux polluées; ses filaments sont capables de boucher les filtres dans les stations d'épuration des eaux usées.

Péronosporales

Cet ordre d'Oomycètes est important par le nombre des espèces (environ trois cents, en seize genres), et surtout par leurs implications économiques. En effet, si un certain nombre de Péronosporales sont saprophytes, la plupart sont phytopathogènes et quelques-unes sont parmi les agents les plus redoutables de maladies des Végétaux cultivés (mildious et rouilles blanches).

Le mycélium des Péronosporales est cœnocytique, fragile, à paroi dépourvue de chitine; chez les parasites obligatoires des Végétaux, il forme souvent à l'intérieur des cellules de l'hôte des suçoirs ou des haustories. Comme chez tous les Oomycètes, leur cycle de reproduction asexuée comporte en principe des sporocystes producteurs de zoospores à deux flagelles, qui sont insérés latéralement comme chez les zoospores secondaires des Saprolégniales. Mais la forme et la disposition des sporocystes sont très variables, en relation avec une adaptation plus ou moins complète à l'habitat terrestre. Ils peuvent être portés par des sporangiophores différenciés, simples ou ramifiés, et se forment parfois en chaînes. Chez les espèces aquatiques ou terrestres, les sporocystes produisent normalement des zoospores; chez les parasites foliaires, ils sont dispersés par le vent, à la manière des conidies, et libèrent leurs zoospores au contact de gouttes d'eau; quelques espèces de Péronosporacées sont totalement libérées de la condition aquatique : leurs sporocystes ne produisent plus de zoospores, mais germent comme une conidie, par un tube mycélien qui reproduit directement le thalle. La reproduction sexuée est oogame et comparable à celle des Saprolégniales, mais chaque oogone ne produit qu'une seule oospore, enrobée dans un cytoplasme résiduel ou périplasme. L'oospore germe en produisant soit un tube germinatif, soit des zoospores. La méiose aurait lieu seulement au moment de la formation des gamétanges, de sorte que le soma serait diploïde; la plupart des Péronosporales sont homothalliques, mais il existe des espèces hétérothalliques ou ambisexuées. On reconnaît actuellement trois familles :

Les *Pythiacées* sont les moins différenciées; leurs sporangiophores ne diffèrent pratiquement pas des hyphes assimilatrices. Elles sont soit saprophytes sur débris organiques, dans l'eau ou dans le sol, soit parasites d'Animaux (*Zoophagus*, sur Rotifères) ou de Végétaux; dans ce cas, le mycélium est généralement intracellulaire et dépourvu de suçoirs. Deux genres sont économiquement importants. Les *Pythium* végètent en saprophytes dans l'eau et dans le sol et leurs oospores, protégées par une double paroi et pourvues de réserves nutritives, peuvent résister plusieurs années à la dessiccation; ils sont plus fréquents dans les terrains cultivés que dans les sols naturels et, dans des conditions défavorables, ils attaquent les jeunes pousses; *P.* de *Baryanum* est un agent commun de la fonte des semis. Le genre *Phytophthora* comprend des phytopathogènes redoutables, tel *P. infestans*, inféodé aux Solanacées; il attaque les feuilles de la pomme de terre qui se dessèchent et meurent, et parfois les tubercules qui pourrissent en cours de stockage; le mildiou de la pomme de terre peut ainsi causer de graves pertes; il a été responsable, au siècle dernier, d'une famine mémorable en Irlande. D'autres espèces sont aussi redoutables : *P. cambivora*, agent de l'encre du châtaignier, *P. parasitica*, qui provoque la gommose des agrumes, *P. palmivora*, le chancre du cacaoyer, etc.

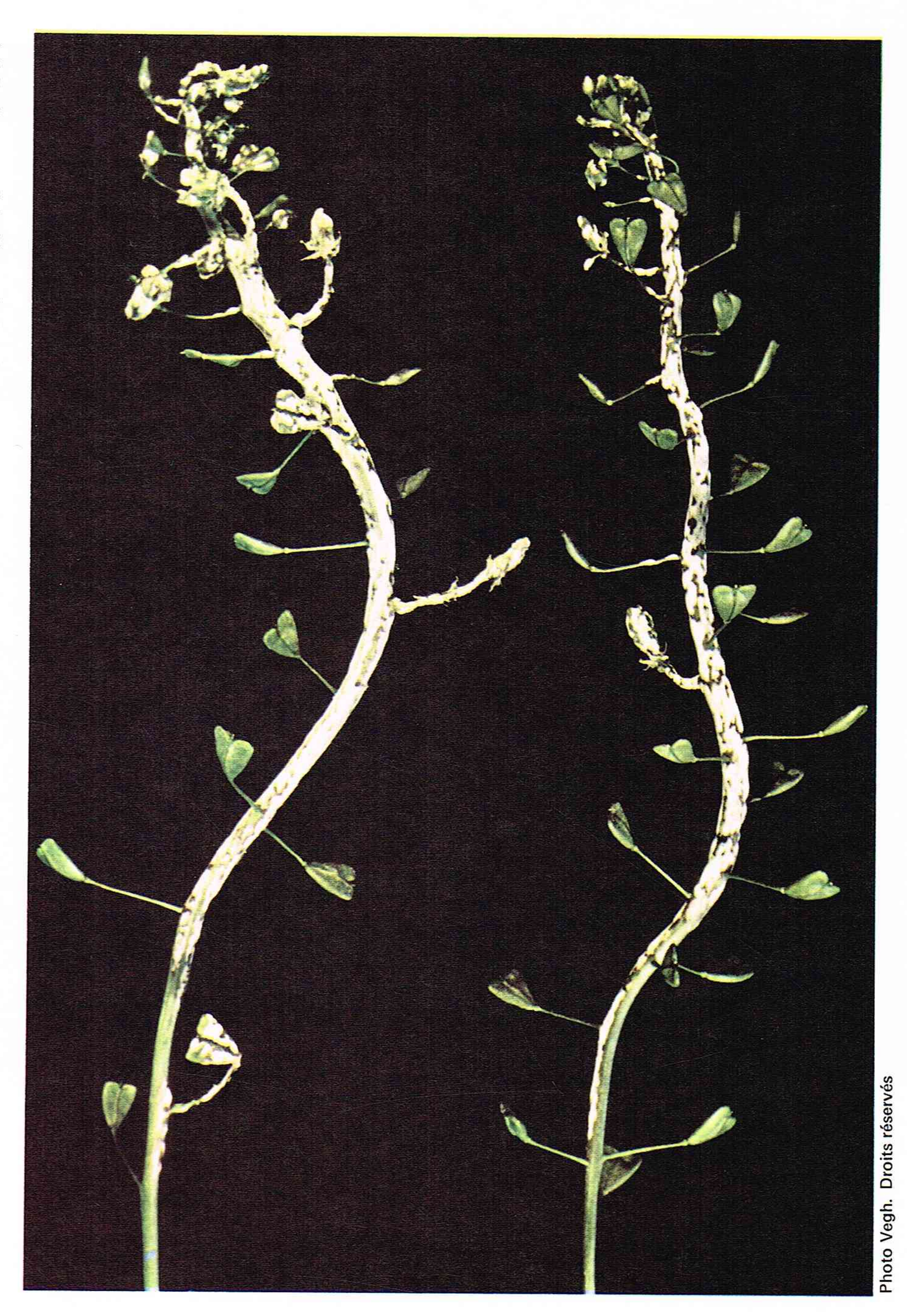
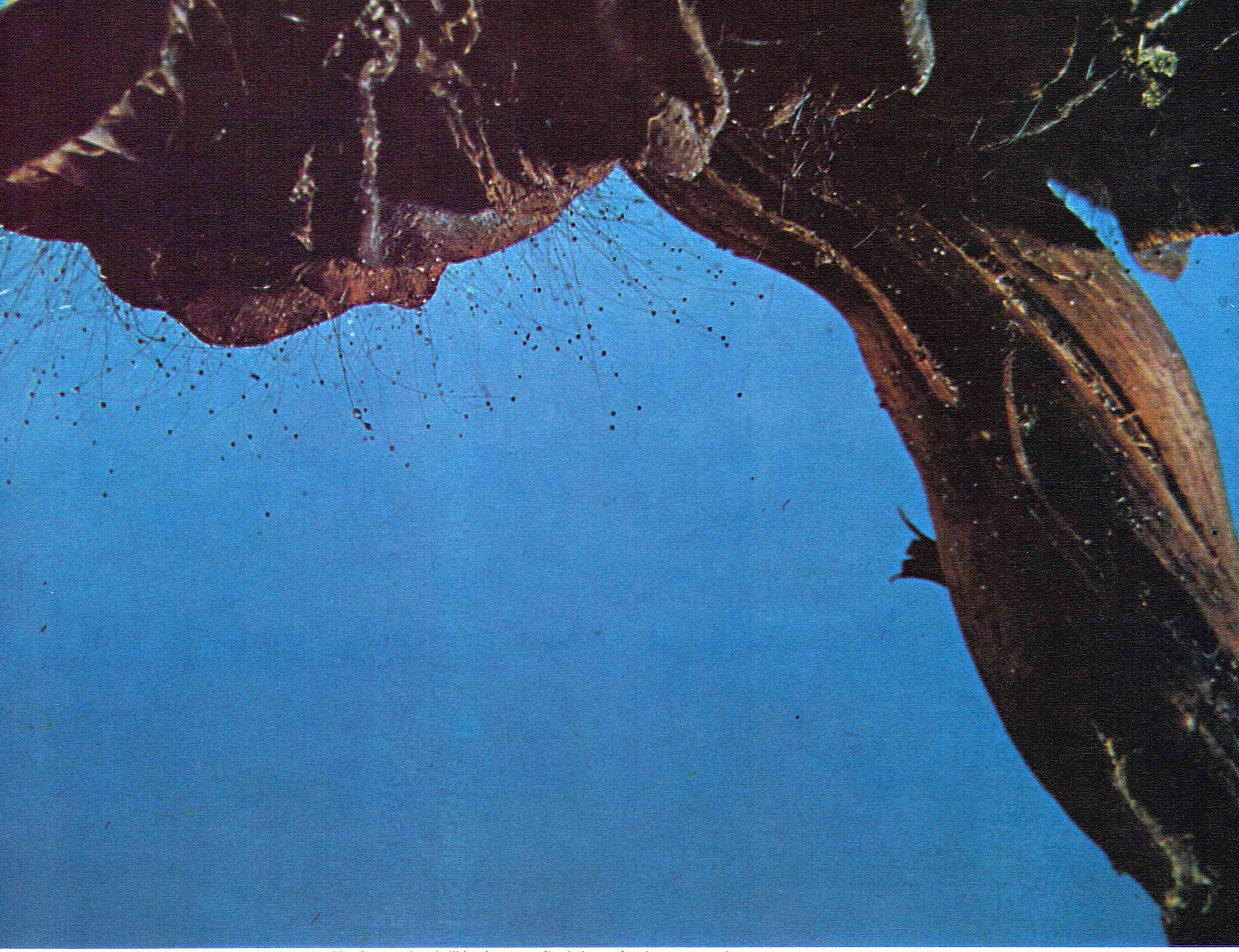


Photo Vegh. Droits réservés

▲ ***Déformations induites par* Cystopus candidus *sur* Capsella bursa-pastoris.**

Les *Péronosporacées* sont des parasites obligatoires des plantes supérieures, agents des mildious. Leur mycélium, intercellulaire, envoie à l'intérieur des cellules des haustories de formes variées; les sporocystes se forment isolément ou en groupes aux extrémités de sporangiophores bien différenciés qui sortent de l'hôte par les stomates; ils sont dispersés par le vent et se comportent le plus souvent comme des conidies. Un certain nombre de maladies économiquement importantes ont pour agent des *Peronospora : P. destructor* sur oignons et échalotes, *P. farinosa* sur betteraves et épinards; *P. parasitica* attaque de nombreuses Crucifères; il est fréquent sur la bourse-à-pasteur, mais peut exercer des dégâts dans les cultures maraîchères. *Bremia lactucae* provoque le mildiou de la laitue. *Plasmopara viticola* est l'agent du mildiou de la vigne; endémique en Amérique, il a été importé au XIXe siècle en France, où il se comporte comme un ennemi redoutable des vignobles.

Les *Albuginacées* diffèrent des Péronosporacées par leurs sporangiophores courts, en massue, groupés en sores compacts à la face inférieure des feuilles de l'hôte, et leurs sporanges disposés en chaînes. Ces sporocystes libérés par la rupture de l'épiderme de la feuille sont dispersés par le vent et germent dans l'eau en produisant



Muséum national d'histoire naturelle. Laboratoire de cryptogamie

▲ **Spinellus fusiger** ***(Mucorales), parasite des chapeaux de*** **Collybia fusipes.**

des zoospores biflagellées. Les oospores se forment dans les espaces intercellulaires des tiges et des feuilles. La famille comprend un seul genre, *Albugo,* parasite obligatoire de Phanérogames. *A. candida (= Cystopus candidus),* agent de la « rouille blanche » des Crucifères (navets, choux, etc.), est très commun sur *Capsella bursa-pastoris,* où on le trouve associé à *Peronospora parasitica*.

ZYGOMYCOTINÉS

Les Champignons de ce groupe se reproduisent végétativement par des *aplanospores,* non mobiles, contenues dans des sporocystes, qui sont dispersées passivement par le vent, la pluie ou les Insectes ; ou bien le sporocyste lui-même (pseudo-conidie) est projeté mécaniquement. La reproduction sexuée résulte de la conjugaison de deux *gamétanges,* en principe identiques, conduisant à la *zygospore.* Longtemps classés avec les Chytridiomycètes et les Oomycètes en raison de leur mycélium cœnocytique (mais à paroi toujours chitinoïde), ils se distinguent en fait des groupes précédents par l'absence de tout élément flagellé dans leur cycle de développement.

La classe des *Zygomycètes* est représentative de cette sous-division ; elle comprend deux ordres : les *Mucorales,* pour la plupart saprophytes banales du sol, du fumier ou des débris végétaux, quelques-unes parasites de Végétaux ou d'Animaux, et les *Entomophthorales,* inféodées aux Insectes.

La seconde classe, celle des *Trichomycètes,* est un groupe hétérogène d'organismes d'affinités incertaines, qui vivent en commensaux dans le tube digestif des Arthropodes, en particulier les larves d'Insectes.

ZYGOMYCÈTES

La classe est remarquablement homogène quant au mode de reproduction sexuée. La division en ordres et en familles est fondée sur la biologie et sur les mécanismes de la reproduction végétative, beaucoup plus diversifiés.

Mucorales

Elles sont très largement répandues dans le sol et généralement saprophytes ; elles constituent pour une part les « moisissures » banales. Incapables d'assimiler la cellulose, elles utilisent aisément les sucres et parfois l'amidon ; c'est ainsi qu'on les rencontre fréquemment comme agents d'altération des produits alimentaires, parfois faiblement parasites sur les fruits ; certaines sont exploitées pour la production de l'alcool par fermentation des produits amylacés. Un petit nombre d'espèces sont parasites d'autres Champignons, ou même de l'homme et des Animaux chez lesquels elles provoquent des mucormycoses.

Le thalle des Mucorales, généralement hyalin, est constitué de siphons robustes, abondamment ramifiés, pourvus exceptionnellement de cloisons, soit à la base des sporocystes, soit sur le mycélium âgé, pour délimiter les parties encore actives du thalle ; certaines espèces portent, sur le trajet des filaments, des chlamydospores unicellulaires.

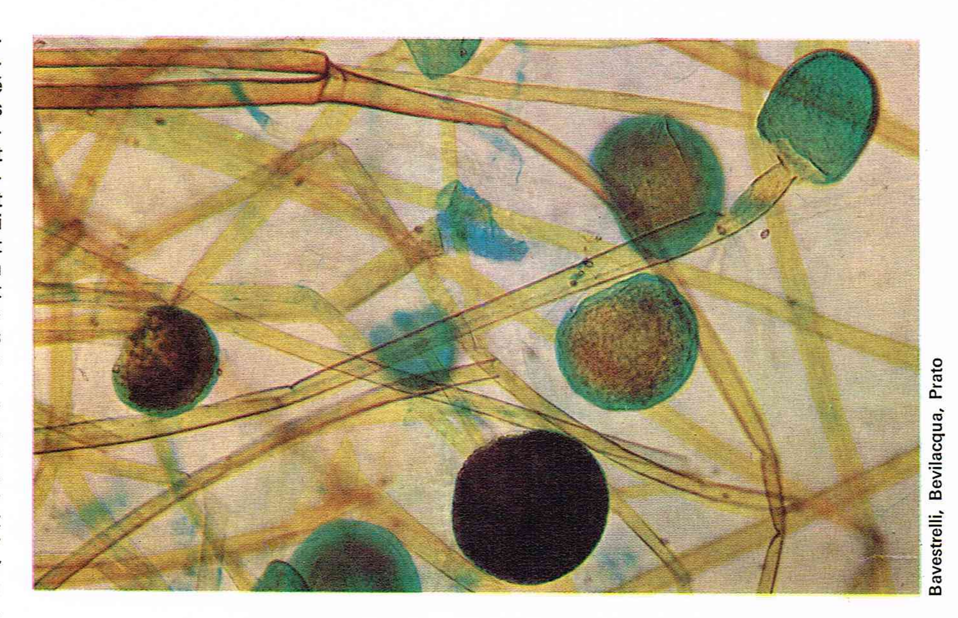
Les sporocystes, le plus souvent globuleux ou piriformes, sont portés par des sporangiophores différenciés, parfois colorés en brun ou en gris-noir, simples ou diversement ramifiés ; la paroi du sporange peut aussi être

pigmentée et incrustée de cristaux en aiguilles. La columelle, caractéristique de plusieurs groupes, est une invagination du sommet du sporangiophore dans la cavité du sporocyste. Le nombre de sporangiospores délimitées à l'intérieur du sporocyste est généralement élevé; toutefois les sporangioles, de petite taille, n'en contiennent que quelques-unes, et certaines Mucorales se reproduisent par des sporanges monospores qui fonctionnent comme des conidies. Chez beaucoup d'espèces, la paroi du sporange est fugace; les spores mises à nu absorbent de l'eau et forment une masse gluante transportée par la pluie ou les Insectes; chez d'autres, les spores sont sèches et dispersées par le vent, comme le sont généralement les sporangioles; chez *Pilobolus* et *Pilaira*, des mécanismes complexes assurent la libération ou l'expulsion violente du sporange entier. Le processus de reproduction sexuée met en jeu, non des gamètes individualisés, mais des couples de gamétocystes plurinucléés. Deux branches mycéliennes ou *progamétanges* appartenant soit à un même thalle (espèces homothalliques), soit à deux souches compatibles provenant de sporangiospores distinctes (espèces hétérothalliques) entrent en contact par leurs extrémités; une cloison délimite sur chaque branche un *gamétange* et, à sa base, un *suspenseur* pourvu, dans certains genres, de fulcres simples ou ramifiés. La cloison disparaît entre les deux gamétanges, dont les contenus s'associent pour former la jeune zygospore, qui augmente de volume et acquiert une paroi externe brune et verruqueuse; la zygospore mûre passe à l'état de vie ralentie et se comporte comme un organe de résistance. En germant, elle produit généralement un sporange de germination ou, directement, un nouveau mycélium végétatif. La zygospore est le siège de la caryogamie, puis de la méiose qui rétablit la condition haploïde du thalle, mais la succession des phénomènes caryologiques diffère quelque peu selon les genres.

L'ordre est divisé en huit ou neuf familles; la plus caractéristique est celle des *Mucoracées*, à sporocystes tous semblables, multisporés et pourvus d'une columelle. On y trouve les genres saprophytes les plus communs : *Mucor*, *Rhizopus* (*R. stolonifer*, fréquent sur les fruits trop mûrs, parfois faiblement parasite), *Phycomyces*, *Sporodinia* (*S. grandis*, sur agarics et bolets pourrissants); parmi les *Absidia*, on rencontre des espèces *(A. ramosa*, *A. corymbifera)*, pathogènes occasionnels de l'homme et des Animaux. Les *Pilobolus* et les *Pilaira*, qui se développent sur les crottes d'herbivores, ont des sporanges de structure complexe, séparés de la columelle par une zone mucilagineuse par laquelle ils se collent aux brins d'herbe; les spores sont libérées dans l'intestin des Animaux qui s'en nourrissent. Les *Choanophoracées* et les *Thamnidiacées* portent à la fois des sporanges et des sporangioles; on en sépare parfois les *Cunninghamella*, propres aux sols tropicaux, qui n'ont pas de véritables sporanges, mais des propagules unicellulaires qu'on peut interpréter comme des conidies. Plusieurs familles sont caractérisées par des sporocystes cylindriques (mérosporanges) où les spores sont disposées en file; *Syncephalastrum racemosum* est un saprophyte assez commun du sol et du fumier, alors que *Syncephalis* et *Piptocephalis* sont parasites obligatoires de Champignons, en particulier d'autres Mucorales. Les *Mortierellacées* ont des sporanges globuleux pluriseptés, mais dépourvus de columelle; leurs zygospores s'entourent d'un peloton mycélien qui semble une ébauche de sporocarpe. Chez les *Endogonacées*, les zygospores, groupées dans un feutrage serré d'hyphes à parois épaisses, forment de véritables corps fructifères, ressemblant à de minuscules truffes; les *Endogone* sont hypogés, et forment avec les racines de plantes supérieures des mycorrhizes endotrophes.

Entomophthorales

La plupart des Champignons de cet ordre sont des parasites d'Insectes ou d'autres Animaux. Comme chez les Mucorales, la reproduction sexuée résulte de la conjugaison de deux gamétanges égaux ou inégaux, et conduit à la formation d'une zygospore. La reproduction asexuée est assurée soit par des conidies (chez les Zoopagacées), soit par des propagules assimilables à des sporocystes réduits qui sont projetés par l'éclatement du sommet du sporophore (chez les Basidiobolacées et les Entomophthoracées).



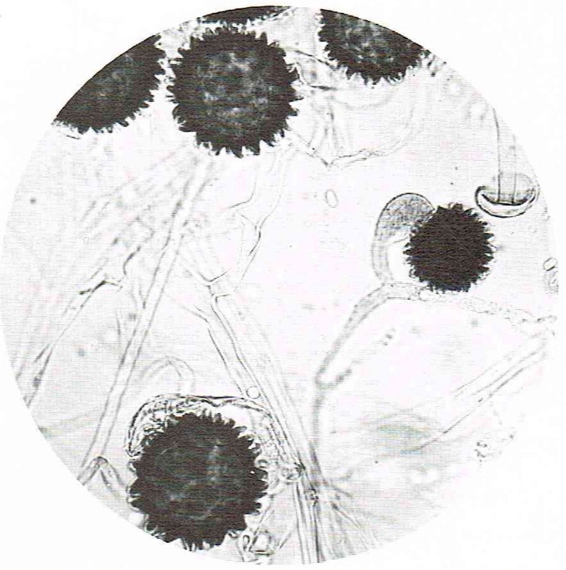
Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▲ **Rhizopus sp.** ***Sporangiospores et sporocystes pourvus d'une columelle.***

Les *Zoopagacées* comprennent une soixantaine d'espèces, pour la plupart parasites endozoïques de Protozoaires du sol ou prédateurs de Nématodes; leurs conidies, formées isolément ou en chaînes, sont dispersées passivement.

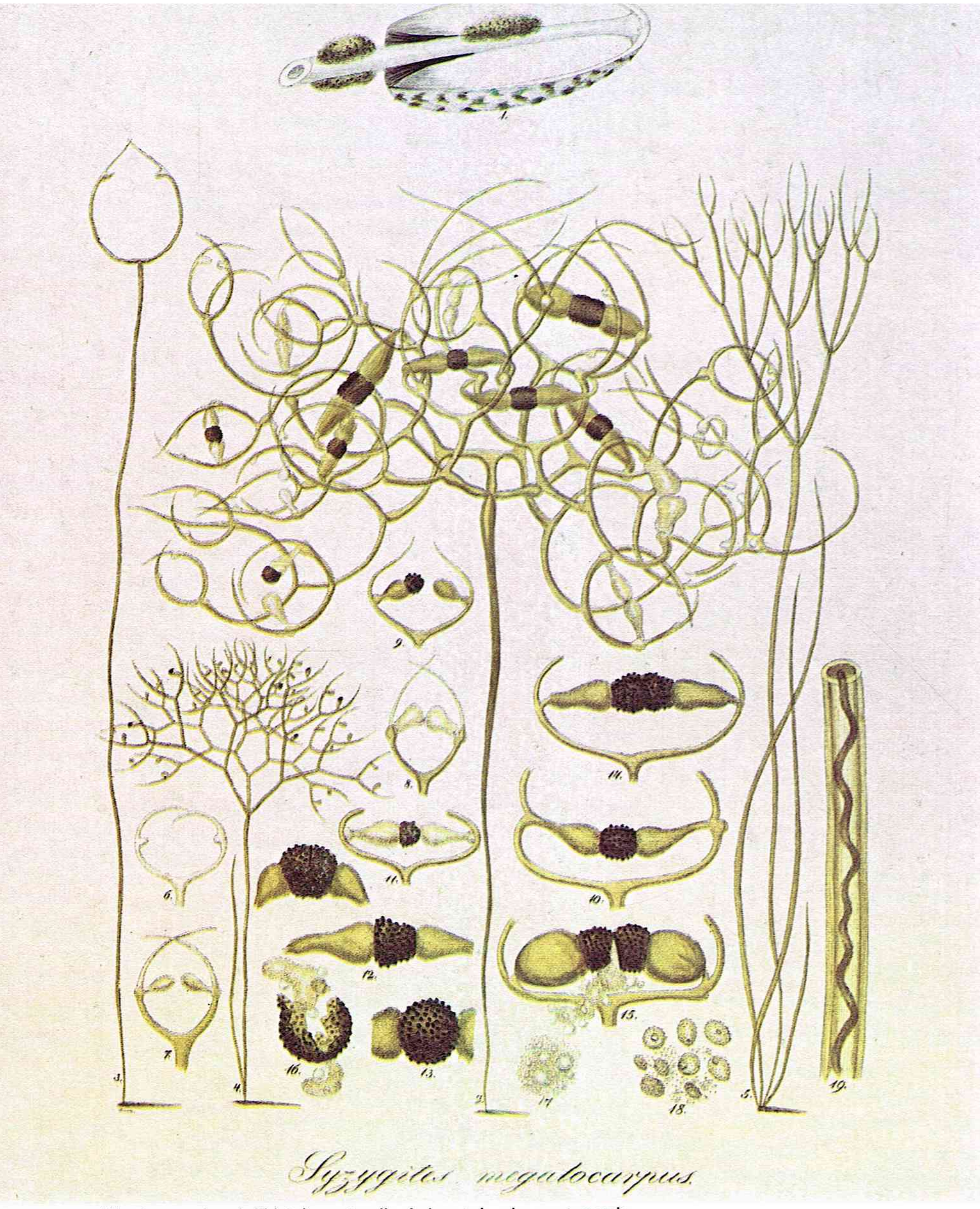
Les *Basidiobolacées* comprennent le seul genre *Basidiobolus*, caractérisé par un mycélium cloisonné en cellules uninucléées et des gamétanges inégaux; elles sont saprophytes sur les excréments ou dans l'humus, rarement parasites de Mammifères (*B. meristosporus*, pathogène occasionnel de l'homme). *B. ranarum* végète à l'état de cellules isolées dans l'intestin des grenouilles et fructifie sur ses déjections. La conidie, projetée violemment par la turgescence d'une vésicule qui la sépare du sporophore, germe en produisant un mycélium septé ou des conidies secondaires; ingérées par des Insectes, elles sont introduites dans l'intestin des grenouilles qui s'en nourrissent. La formation des zygospores a été observée en cultures.

Les *Entomophthoracées* (une dizaine de genres) sont exceptionnellement saprophytes, le plus souvent parasites d'Insectes; elles diffèrent des *Basidiobolus* par leur mycélium à segments plurinucléés, et par la gamétangie isogame. *Entomophthora coronata*, parasite de pucerons et de termites, est aussi un saprophyte commun sur débris végétaux et se cultive aisément sur des milieux synthétiques. *E. muscae* est un parasite interne de la mouche domestique; on peut trouver à l'automne des mouches fixées aux vitres des fenêtres, entourées d'un halo de spores blanches; celles-ci ont été éjectées par les conidiophores élastiques qui sortent entre les segments



Muséum national d'histoire naturelle. Laboratoire de cryptogamie

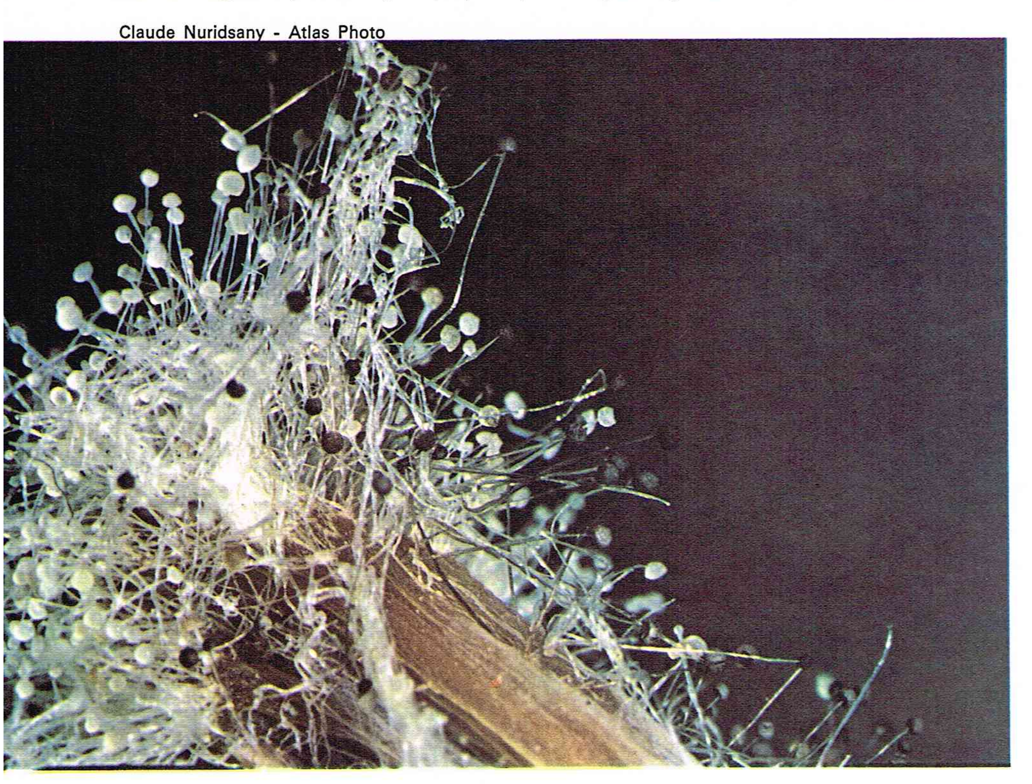
◀ **Zygorhynchus moelleri.** ***Zygospores à parois épineuses.***



Muséum national d'histoire naturelle. Laboratoire de cryptogamie

▲ ***Détail de la formation des zygospores chez*** **Syzygites megalocarpus,** ***d'après Corda (1840); cette Mucorale, plus connue sous le nom de*** **Sporodinia grandis,** ***parasite certains agarics (ici, le coprin pie).*** ▼ **Rhizopus nigricans** ***sur feuille de chou.***

Claude Nuridsany - Atlas Photo



de l'exosquelette. On a pu envisager la culture des *Entomophthora* en vue de la lutte biologique contre certaines espèces d'Insectes nuisibles.

TRICHOMYCÈTES

Les Trichomycètes, actuellement rapprochés des Zygomycètes, sont des organismes filamenteux simples ou ramifiés, cœnocytiques ou peu septés, toujours fixés à la paroi de l'intestin postérieur ou à la cuticule d'Arthropodes par une substance adhésive. Ils semblent exiger un support chitineux vivant, mais sans causer de dommages sensibles à leur hôte; ils se comportent plutôt en commensaux.

La classe est hétérogène et probablement polyphylétique; les coupures systématiques sont fondées essentiellement sur les caractères morphologiques et traduisent les convergences imposées par l'écologie particulière de ces Champignons. On y reconnaît actuellement quatre ordres :

Amœbidiales

Leur thalle est un siphon microscopique non ramifié, multinucléé, fixé à la paroi de l'hôte par un pavillon adhésif callosique. Leur reproduction végétative s'effectue selon deux modes, soit par transformation de tout le thalle en sporocyste, soit par l'intermédiaire d'un stade à myxamibes libres, qui s'enkystent et produisent à leur tour des cystospores. La reproduction sexuée est inconnue chez les deux genres que comporte l'ordre : les *Amoebidium,* fixés soit sur un hôte vivant (*A. parasiticum,* commun dans les eaux douces sur le tégument des daphnies), soit sur de petits Crustacés ou des Insectes morts ou sur leurs mues; les *Paramoebidium,* qui vivent dans l'intestin de larves sur le point de muer.

Eccrinales

Ce sont aussi des filaments cœnocytiques simples, mais de plus grande taille que les précédents (jusqu'à 1 cm); ils vivent fixés par un pavillon adhésif sur la cuticule de l'intestin postérieur de Crustacés, de Myriapodes ou d'Insectes. Ils se multiplient soit sur place par des spores à développement immédiat, issues de segments individualisés du thalle, soit par des spores de dissémination à paroi résistante, formées en file à l'intérieur du mycélium; rejetées avec la mue, elles infestent d'autres Animaux qui les ont ingérées. L'ordre ne comprend pas moins de treize genres, dont le plus riche en espèces est *Enterobryus,* hôte de Myriapodes diplopodes ou de Coléoptères. *Eccrinidus flexilis,* à thalle spiralé de 3 ou 4 mm, se développe dans l'intestin postérieur des *Glomeris.*

Asellariales

L'ordre (seulement trois genres) est caractérisé par un thalle abondamment ramifié, plus ou moins cloisonné, issu d'un cœnocyte basal globuleux ou cylindrique qui sécrète une substance adhésive; leur reproduction est essentiellement assurée par des arthrospores uninucléées.

Harpellales

Les deux familles de cet ordre diffèrent par la complexité de leur thalle : filament simple, fixé par un pavillon chez les *Harpellacées* qui vivent au niveau de l'intestin moyen des larves de Diptères; thalle ramifié et cloisonné, attaché par un pavillon ou par un cœnocyte adhésif à la cuticule rectale des larves aquatiques de Diptères ou d'éphémères chez les *Génistellacées* (*Smittium culicis,* fréquent dans les larves de moustiques dans toute la région méditerranéenne). La reproduction, identique dans les deux familles, offre deux modalités : *multiplication végétative* par le bourgeonnement latéral de spores uninucléées, pourvues de prolongements filiformes *(trichospores); reproduction sexuée* par une cystogamie analogue à celle des Entomophthorales (les zygospores résultent de la conjugaison de deux filaments homothalles ou hétérothalles). Ce mode de reproduction, qui justifie le classement des Harpellales et, par analogie, des autres Trichomycètes, parmi les Zygomycotinés, est encore inconnu chez plusieurs genres de cet ordre.



▲ ***Aleuria badia** est une pezize commune qui applique à même le sol ses réceptables en forme de coupe charnue, brun clair.*

H. Chaumeton - Jacana

ASCOMYCOTINÉS

Avec près de deux mille genres représentés par environ quinze mille espèces, ce groupe est le plus vaste parmi les Champignons. Il offre une grande diversité de structures et de modes de vie, le caractère diagnostique essentiel étant l'*asque*. Cette structure peut être définie comme une cellule en forme de sac, qui apparaît dans le cycle de reproduction sexuée du Champignon, et dans laquelle se forment des *ascospores*, en nombre limité (théoriquement huit). Les systèmes de classification des Champignons ascosporés tiennent compte de la complexité croissante des structures du thalle et des fructifications, depuis les formes levuroïdes unicellulaires jusqu'aux organismes filamenteux, toujours septés, produisant des ascocarpes massifs, de grande taille. Depuis peu, on prend en considération les caractères propres de l'asque, suivant que sa paroi comporte une ou deux membranes séparables, et ceux des formations cytoplasmiques différenciées à son apex.

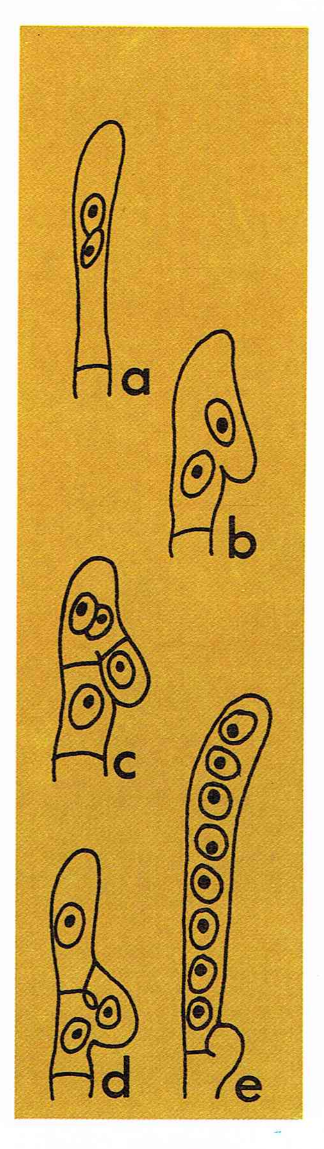
En principe, la *reproduction sexuée* des Ascomycètes est de type *oogame*, et le mode de fécondation est une *trichogamie*. L'organe femelle ou *ascogone* est une cellule plurinucléée, généralement enroulée sur elle-même et surmontée d'un filament récepteur, le *trichogyne;* l'organe mâle fécondant est constitué soit par un rameau mycélien grêle, l'*anthéridie*, soit par des éléments unicellulaires de petite taille, non flagellés, *spermaties* ou *microconidies*. Les Ascomycètes peuvent être *homothalliques* ou *hétérothalliques*, ce caractère étant sous la dépendance d'un seul gène; chez certaines espèces *(Neurospora crassa)*, les types sexuels sont morphologiquement indiscernables et les souches bisexuées : chacune produit à la fois des organes femelles (ascogones) et des éléments mâles (microconidies), mais ceux-ci sont inaptes à féconder les ascogones d'un même mycélium; l'hétérothallisme est *physiologique*.

Toutefois, bon nombre d'Ascomycètes sont dépourvus d'organes sexuels différenciés, et la conjugaison se produit entre des éléments quelconques du thalle, qu'il soit filamenteux, comme c'est le cas le plus général, ou cellulaire comme chez les Levures.

Le schéma fondamental du *développement de l'asque* comporte une *hyphe ascogène* plurinucléée dicaryotique, issue de l'ascogone; son extrémité est recourbée en crochet; deux cloisons délimitent la cellule distale (l'avant-dernière) pourvue de deux noyaux, qui va devenir l'asque. Sous la cellule ascogène, la cellule terminale du crochet fusionne avec le filament, qui peut alors produire un nouveau crochet; les proliférations répétées du sommet de l'hyphe ascogène donnent ainsi naissance à un bouquet d'asques. L'évolution ultérieure de l'asque est marquée par la fusion des deux noyaux conjugués, suivie immédiatement de la méiose; il apparaît ainsi quatre noyaux fils haploïdes, qui se divisent une nouvelle fois par une mitose. Dans l'asque qui augmente de volume, le plus souvent par un allongement parallèle à l'axe des divisions nucléaires, le cytoplasme se fragmente et s'organise autour de chacun des noyaux, pour former huit ascospores pourvues d'une paroi propre.

La forme de l'asque mûr est très variable : globuleuse, claviforme ou, le plus souvent, cylindrique. Dans ce cas, les ascospores sont expulsées brutalement par l'effet de la turgescence du cytoplasme résiduel de l'asque, ou *épiplasme;* elles sortent généralement par un *pore* apical ou, chez une partie des Discomycètes, grâce à un *opercule* découpé au sommet de l'asque. Par des colorations appropriées, il est possible de mettre en évidence dans la région sommitale de l'asque de beaucoup d'Ascomycètes des structures cytoplasmiques différenciées en *anneau* ou en *nasse;* les caractères de cet *appareil apical* sont considérés comme un critère important pour la classification. Ainsi le type nassascé, caractéristique des Loculoascomycètes, est lié à des asques pourvus de deux parois nettement distinctes (asques bituniqués), et la décharge des ascospores s'effectue par un mécanisme original (Jack-in-a-box). Les Ascomycètes à asques plus ou moins globuleux n'ont pas de structure apicale différenciée, et les ascospores sont libérées à l'intérieur même de l'ascocarpe par déchirure ou dissolution de la paroi de l'asque; les ascospores des Ascomycètes hypogés (Tubérales) sont dispersées par les Rongeurs qui se nourrissent de leurs fructifications.

Chez les Levures et les groupes affines, les asques se développent librement sur le thalle, mais chez la plupart



▲ *Schéma du développement de l'asque et des ascospores à l'extrémité d'un filament ascogène.*

des Ascomycètes, ils sont portés par une fructification différenciée, l'*ascocarpe*. Celui-ci peut être réduit à un réseau lâche d'hyphes peu ou pas différenciées (Gymnoascacées), ou constituer une enveloppe globuleuse, entièrement close, ou *cléistothèce* (cléistocarpe). Chez les Discomycètes, l'ascocarpe est une *apothécie* en forme de coupe largement ouverte à maturité, alors que le *périthèce* des Pyrénomycètes est un conceptacle en forme de bouteille, s'ouvrant par un ostiole; la paroi du périthèce tire son origine des hyphes stériles issues du pied de l'ascogone et qui l'entourent au cours de son développement. La *pyrénosphère* (pseudothèce) de certains Loculoascomycètes, morphologiquement comparable au périthèce, en diffère en réalité par son origine et son mode de développement. Les ascocarpes des Pyrénomycètes sont fréquemment inclus dans une masse stromatique de forme caractéristique, ou groupés à la surface d'un stroma charnu ou carbonacé. Outre le mode fondamental de reproduction sexuée par ascospores, bon nombre d'Ascomycètes se multiplient végétativement au moyen de *conidies* de formes et de dispositions variées, qui assurent une reproduction rapide et la colonisation accélérée de nouveaux hôtes.

On ne possède pas encore toutes les précisions souhaitables sur la structure, le mode de développement, le cycle de reproduction de beaucoup de ces organismes, si bien que la définition et les limites des groupes systématiques ne peuvent être considérées comme définitives. On s'accorde cependant à reconnaître plusieurs types d'organisations caractéristiques, qui fondent la division des Ascomycotinés en six classes :

Hémiascomycètes : ils sont dépourvus d'ascocarpes (principaux ordres : Endomycétales, Taphrinales) ;

Plectomycètes : l'ascocarpe rudimentaire est un *cléistothèce* (Érysiphales, Eurotiales) ;

Pyrénomycètes : l'ascocarpe est un *périthèce* typique (Hypocréales, Sphæriales) ;

Discomycètes : l'ascocarpe est une *apothécie*, généralement de grande taille; le mode de déhiscence des asques différencie deux groupes importants : asques inoperculés (Hélotiales, Phacidiales), asques operculés (Pezizales) ; les formes hypogées constituent l'ordre des Tubérales ;

Loculoascomycètes : l'ascocarpe est un *ascostroma* ou une *pyrénosphère;* les asques sont bituniqués et nassascés (Pléosporales) ;

Laboulbéniomycètes : ectoparasites d'Arthropodes (Laboulbéniales).

HÉMIASCOMYCÈTES

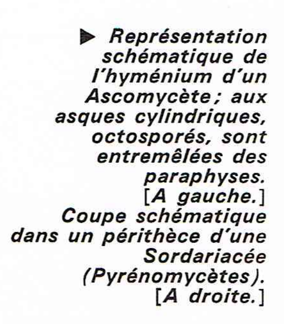
Les Hémiascomycètes se distinguent de tous les autres Ascomycètes (qualifiés globalement d'*Euascomycètes*) par l'absence d'ascocarpe ; les asques se forment isolément, sans différenciation préalable d'hyphes ascogènes, et sans revêtement mycélien protecteur. Leur thalle est constitué de cellules bourgeonnantes ou d'un mycélium septé, généralement peu développé.

Protomycétales

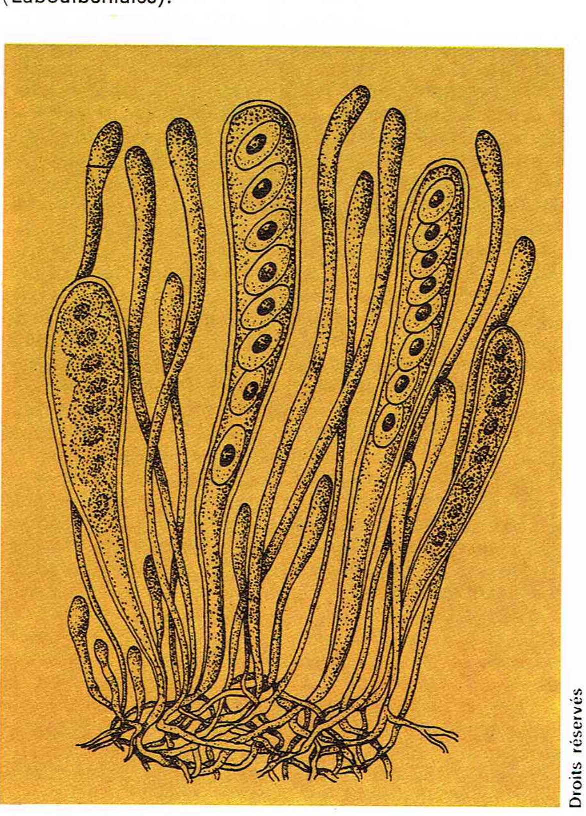
Parasites de Végétaux supérieurs (genre *Protomyces*, *Protomycopsis*, sur Composées et autres plantes herbacées), elles produisent leurs ascospores dans un *synasque*, qu'on interprète comme un groupe d'asques coalescents.

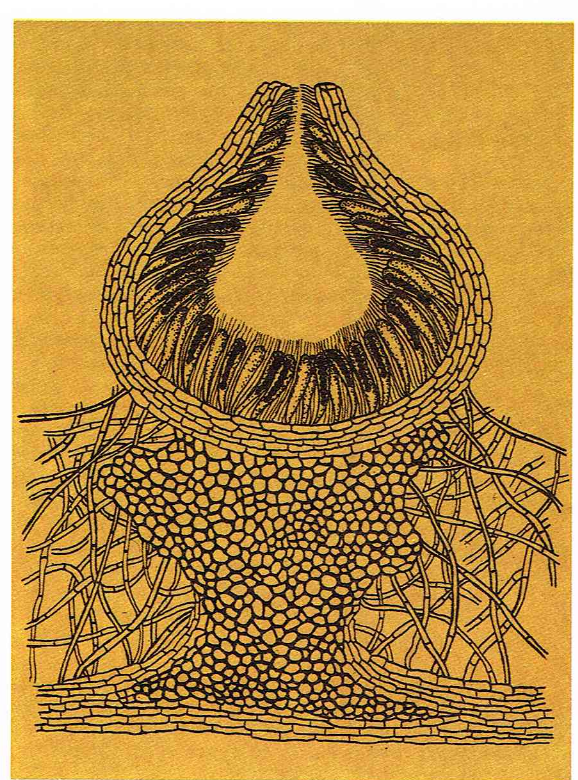
Endomycétales

Ces Champignons représentent le groupe le plus important par le nombre (environ deux cents espèces et cinquante genres) et par ses implications économiques ; on y trouve en effet la plupart des Levures, agents des fermentations industrielles, ainsi que des formes mycéliennes, généralement saprophytes. Ces dernières appartiennent à trois familles : les *Ascoïdéacées* ont des asques multisporés qui résultent de la conjugaison de deux cellules voisines du thalle ; elles sont représentées par les genres *Dipodascus* et *Ascoidea*. Les *Spermophthoracées* peuvent être considérées comme les Ascomycètes les plus primitifs. Elles sont pourvues d'un mycélium abondant où se différencient des gamétanges plurinucléés produisant de nombreux gamètes non mobiles ; ces gamètes se conjuguent par paires, d'où résultent des zygotes qui donnent des asques portés sur de courts filaments. Les Spermophthoracées sont des parasites de fruits, transmis par les piqûres d'Insectes, et surtout fréquents dans les régions tropicales ; *Nematospora gossypii* est l'agent de la stigmatomycose qui altère les capsules de cotonnier. Chez les *Endomycétacées*, saprophytes à mycélium assez bien développé, les gamétanges sont uninucléés et ne se divisent pas en gamètes. Les *Endomyces* (*E. magnusii*, dans les exsudats du chêne, *E. decipiens*, sur divers agarics) se reproduisent également par fragmentation du thalle en *arthrospores ;* le Champignon imparfait *Geotrichum candidum*, fréquent sur les fromages et les produits laitiers, commensal ou parasite



▶ *Représentation schématique de l'hyménium d'un Ascomycète ; aux asques cylindriques, octosporés, sont entremêlées des paraphyses.* [*A gauche.*] *Coupe schématique dans un périthèce d'une Sordariacée (Pyrénomycètes).* [*A droite.*]





occasionnel de l'homme et des Animaux, leur serait sans doute apparenté. Les *Eremascus* sont associés à des substrats fortement sucrés, comme la confiture ; on rattache *E. ashbyi* à ce genre, producteur de riboflavine.

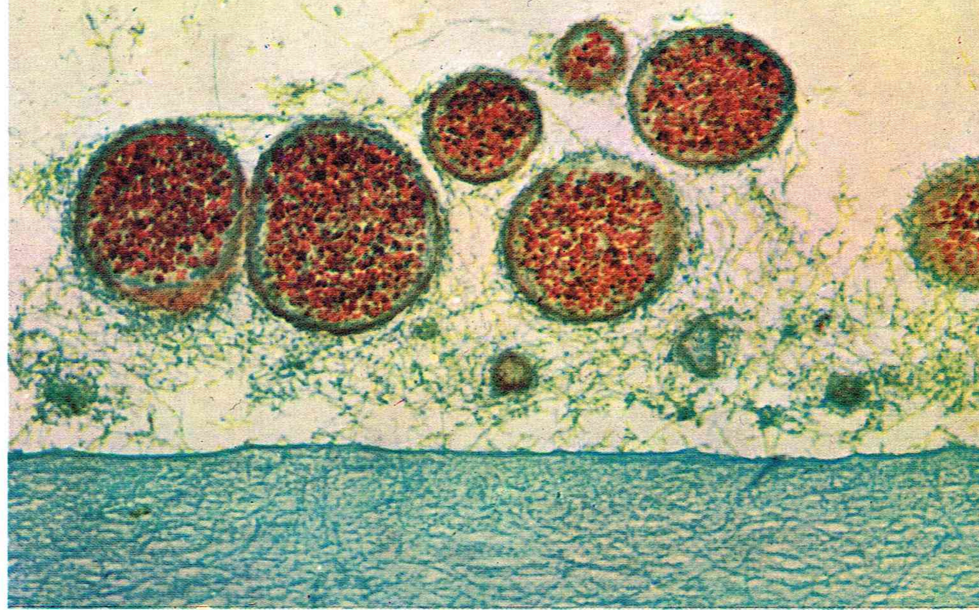
Les *Saccharomycétacées*, ou Levures ascosporées, caractérisées par un thalle unicellulaire bourgeonnant, ne comportent pas moins de cent soixante espèces (une vingtaine de genres), dont certaines ont reçu des applications industrielles importantes ou sont un matériel favorable aux travaux de génétique et de biochimie.

L'élément fondamental de la levure de bière, *Saccharomyces cerevisiae*, est une cellule ellipsoïde ou subglobuleuse de petite taille, hyaline, à paroi mince, qui contient un seul noyau, une grande vacuole riche en grains de volutine (polymétaphosphate), des mitochondries et des réserves de lipides et de glycogène. Elle se multiplie par un *bourgeonnement* multipolaire : en un point quelconque de sa surface se forme une petite vésicule qui augmente progressivement de volume ; le noyau s'étire pour pénétrer dans le bourgeon et se divise par constriction ; selon les conditions de culture, la jeune Levure se sépare de la cellule mère en laissant une cicatrice, ou bien le bourgeonnement répété donne naissance à de petites colonies. Chez certaines Levures, en particulier chez les formes imparfaites du genre *Candida*, les cellules filles successives s'alignent pour donner un *pseudo-mycélium ;* plus rarement, le bourgeon s'allonge en un véritable mycélium à croissance apicale, produisant des blastospores (genre *Endomycopsis*). Chez les *Schizosaccharomyces*, la reproduction végétative s'effectue par simple bipartition. Les Levures apiculées *(Nadsonia, Hanseniaspora, Kloekera)* sont caractérisées par un bourgeonnement bipolaire itératif : chaque extrémité axiale de la cellule présente une minuscule protubérance tabulaire formée par les cicatrices superposées.

Les mécanismes de la reproduction sexuée des Saccharomycétacées sont extrêmement simplifiés. A la suite d'une caryogamie qui établit la diplophase, une cellule se transforme directement en asque ; son noyau subit une méiose et quatre ascospores s'organisent autour des quatre noyaux fils ; ce nombre peut être réduit à deux ou trois, ou au contraire s'élever à huit par une mitose complémentaire. Les ascospores sont libérées par rupture de la paroi de l'asque et produisent un nouveau thalle bourgeonnant. Toutefois, on peut distinguer trois types principaux de cycles de reproduction, qui diffèrent par l'importance relative des générations haploïde et diploïde. Dans le type illustré par *Schizosaccharomyces octosporus*, toutes les cellules végétatives sont haploïdes ; la formation de l'asque est immédiatement précédée par la conjugaison de deux cellules du thalle (somatogamie) ; la phase diploïde est ainsi réduite au zygote. Chez *Saccharomycodes ludwigii*, au contraire, les ascospores se conjuguent par paires, parfois à l'intérieur même de l'asque, et la phase végétative est entièrement diploïde. Chez *Saccharomyces cerevisiae*, enfin, les zygotes diploïdes se reproduisent par bourgeonnement, comme les cellules haploïdes, avant de se transformer en asques ; les deux générations sont de même importance ; la plupart des souches de *S. cerevisiae* sont hétérothalliques. Cette espèce a fait l'objet d'études génétiques poussées ; par hybridation et sélection, on a ainsi obtenu de multiples souches dotées de propriétés appréciées en boulangerie, en brasserie ou pour d'autres types de fermentations.

A l'état naturel, les Levures se trouvent en abondance sur les substrats sucrés ; certaines vivent en symbiose avec des Insectes, qui interviennent dans leur dissémination sur les fruits. Elles végètent également sur des produits de transformation : laitages, confitures, mélasses ; les *Debaryomyces* se trouvent surtout sur des produits animaux : fromage, saucisson, colle forte ; des Levures « sauvages » : *Pichia, Hansenula*, contaminent les boissons alcoolisées ; les *Lipomyces* sont des Levures du sol.

Les Levures sont des anaérobies facultatifs, et beaucoup sont douées de pouvoir fermentaire. De tous temps,



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▲ *Les Eurotiales (ici, un* **Penicillium**) *ont pour fructification des ascocarpes globuleux de petite taille, complètement clos, ou cléistothèces.*

◀ *Les morilles, au chapeau contourné porté par un pied robuste, s'apparentent aux pezizes. La morille blonde,* **Morchella rotunda**, *est un comestible délicat, qui vient au printemps à la lisière des bois, au voisinage des ormes et des frênes.*

▼ *Les périthèces de* **Cucurbitaria laburni** *(Sphæriale) sont groupés en petits amas arrondis, noirs, sous l'écorce du rameau de cytise ; à maturité, ils déchirent l'épiderme et sont mis à nu.*

Severino Viola



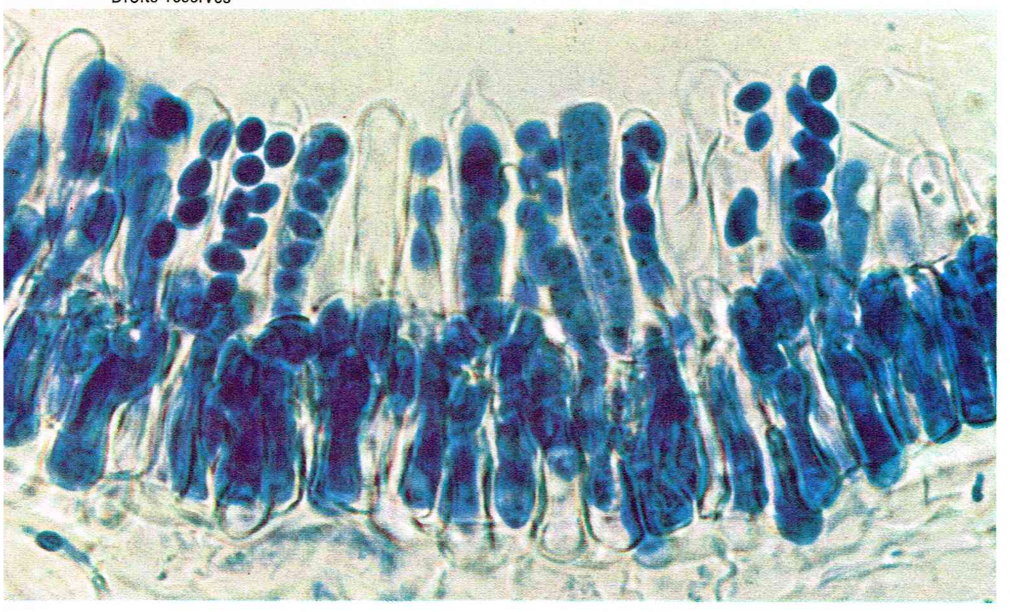


C. Nardin - Jacana



Droits réservés

Bavestrelli, Bevilacqua, Prato



▲ *Microphotographie d'une préparation colorée de Levure* (Saccharomycodes ludwigii) *; parmi les formes végétatives bourgeonnantes, on remarque des cellules transformées en asques et contenant quatre ascospores (en haut).*

Coupe dans une feuille de cerisier parasitée par Taphrina cerasi *; les asques, issus du mycélium intercellulaire, sont disposés en palissade à la face inférieure de la feuille.*

▼ Taphrina aurea, *parasite du peuplier, forme des « cloques » rondes, dorées, à la surface des feuilles.*

Droits réservés



l'homme a exploité empiriquement cette propriété pour la panification et l'obtention de boissons fermentées. Les espèces en cause sont surtout des *Saccharomyces : S. cerevisiae* pour la bière et le pain, *S. ellipsoideus* pour le vin, *S. apiculatus* pour le cidre, *S. fragilis* et *Zygosaccharomyces lactis* pour les produits laitiers, etc. ; actuellement, les industries alimentaires utilisent des souches sélectionnées qui permettent d'obtenir une gamme variée de produits bien définis. Les Levures fournissent également à l'économie humaine de la glycérine *(S. ellipsoideus)*, des lipides *(Endomyces vernalis)*, des vitamines. La richesse des Levures en vitamines a reçu des applications thérapeutiques dans les avitaminoses et les dermatoses ; on les prescrit aussi pour régulariser la flore intestinale perturbée par les antibiotiques. Grâce à leur culture aisée sur des milieux très variés, sous-produits de l'industrie, elles sont devenues une source de protéines largement utilisée dans l'alimentation du bétail et même en diététique humaine.

C'est aussi parmi les Levures anascosporées, qu'il convient plutôt de classer parmi les Champignons imparfaits ou Deutéromycètes, qu'on trouve des espèces pathogènes de l'homme et des Animaux : *Candida albicans* et *tropicalis*, *Cryptococcus*, *Trichosporon*.

Taphrinales

Ces Champignons, avec pour principal représentant le genre *Taphrina* (syn. *Exoascus*), sont des parasites des Végétaux supérieurs (surtout des Rosacées et des Amentifères), responsables de distorsions et d'hypertrophies des tissus attaqués ; on en connaît une centaine d'espèces. *Taphrina deformans*, agent de la cloque du pêcher, végète dans les feuilles sous forme d'un mycélium septé, intercellulaire, qui se termine dans l'épiderme en chlamydospores binucléées. La caryogamie a lieu dans cette cellule, suivie d'une mitose ; la partie supérieure de la chlamydospore s'allonge pour former un asque où se différencient huit ascospores, capables de bourgeonner avant leur libération ; les asques, qui forment à la surface de la feuille une couche palissadique, s'ouvrent à maturité par une fente. Les ascospores ainsi libérées peuvent continuer à bourgeonner et à végéter en saprophytes, sous forme levuroïde, avant de provoquer l'infection sur de nouvelles feuilles.

La cloque s'observe également sur les feuilles du poirier *(T. bullata)* et du peuplier, où elle est accompagnée de chlorose *(T. populina)*. D'autres espèces de *Taphrina* s'attaquent aux rameaux qui se ramifient exagérément en touffes denses ou « balais de sorcières » (*T. betulina*, sur le bouleau ; *T. insititiae*, sur les pruniers) ; *T. cerasi* peut infecter à la fois les branches (balais de sorcières) et les feuilles (cloque) du cerisier. Un autre type d'infection intéresse les fruits qui sont déformés, comme dans le cas de la « pochette » des prunes causée par *T. pruni*.

PLECTOMYCÈTES

Les Plectomycètes sont des Ascomycètes typiques, pourvus d'un mycélium végétatif cloisonné, à segments uni- ou plurinucléés, et dont les asques se développent à partir d'hyphes ascogènes dicaryotiques issues d'un ascogone. L'ascocarpe, caractéristique des Euascomycètes, est ici rudimentaire, réduit à un lacis de filaments, ou représenté par un cléistothèce clos ; les asques, à paroi mince, sans appareil apical apparent, sont généralement globuleux ou ovoïdes. On y classe les *Érysiphales*, parasites obligatoires d'Angiospermes, dont les cléistocarpes contiennent un petit nombre d'asques claviformes ou ovoïdes, et les *Eurotiales*, pour la plupart saprophytes, qui produisent des asques globuleux de petite taille dans des ascocarpes plus ou moins différenciés. Les *Microascales*, proches des Eurotiales, s'en distinguent par la forme du cléistocarpe, pourvu d'un col et souvent ostiolé. On place aussi parmi les Plectomycètes les *Méliolales*, parasites obligatoires des Végétaux, fréquentes dans les régions tropicales, dont le mycélium est sombre et les ascospores brunes et pluriseptées.

La classe des Plectomycètes n'est sans doute pas un groupe naturel ; elle rassemble en effet des formes convergentes, primitives ou régressives, apparentées à diverses

séries d'Ascomycètes, et dont le caractère commun est l'ascocarpe clos.

Érysiphales

Les *Érysiphales* sont les agents des *oïdiums* ou « blancs » de nombreuses plantes sauvages ou cultivées. Leur mycélium hyalin, généralement superficiel, envoie dans les cellules de l'épiderme des suçoirs ou *haustories*. Les conidies blanches, en courtes chaînes dressées (genre *Acrosporium = Oidium*), forment à la surface des organes un revêtement poudreux caractéristique; elles sont dispersées par le vent et, en saison humide, propagent rapidement la maladie; l'attaque des organes verts altère la fonction chlorophyllienne et diminue la vitalité de la plante. Les cléistothèces bruns, souvent ornés d'appendices rayonnants, apparaissent tardivement et hivernent sur les débris de l'hôte. Les genres se distinguent par le nombre des asques formés dans l'ascocarpe (un seul chez *Podosphaera* et *Sphaerotheca*) et par les caractères des fulcres : simples et droits *(Erysiphe, Phyllactinia)*, enroulés à l'extrémité *(Uncinula)* ou ramifiés dichotomiquement *(Microsphaera, Podosphaera)*. Parmi la centaine d'espèces connues, certaines se comportent en pathogènes graves de Végétaux cultivés. *Erysiphe graminis* présente diverses races spécialisées qui infectent électivement les Céréales : blé, orge, etc. *E. polygoni* se développe au contraire sur de multiples hôtes, surtout des Légumineuses. *Podosphaera leucotricha* est parasite du pommier et autres Pomacées; *Sphaerotheca pannosa* est très commun sur les rosiers. L'oïdium de la vigne *(Uncinula necator)*, maladie redoutable introduite d'Amérique au XIXe siècle, s'est longtemps manifesté en France sous sa seule forme conidienne *Oidium tuckeri;* il est efficacement combattu par les fongicides soufrés.

Eurotiales

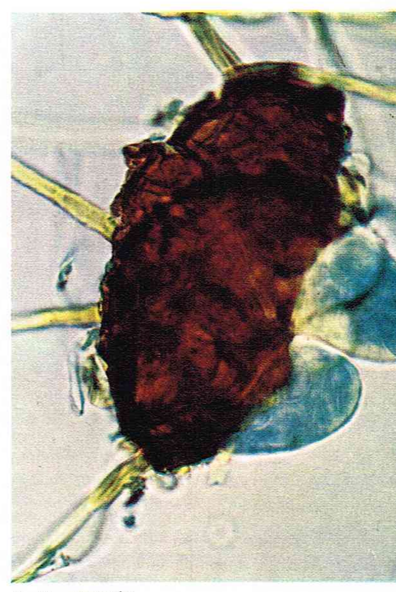
Les Eurotiales, ou *Plectascales* ou *Aspergillales*, constituent un vaste groupe de Champignons microscopiques (quatre-vingts genres), bien connus par leurs formes conidiennes, qui sont parmi les agents les plus fréquents d'altérations biologiques des produits de consommation; on y trouve également des espèces pathogènes de l'homme et des Animaux domestiques, responsables de dermatomycoses. On y inclut, selon les auteurs, de trois à cinq familles caractérisées par des asques globuleux à paroi mince, répartis sans ordre dans un conceptacle le plus souvent rudimentaire, ou dépourvu d'ostiole. On trouve à l'origine de la fructification ascosporée un filament ascogonial, généralement enroulé sur lui-même, et parfois accompagné d'une anthéridie sans doute non fonctionnelle; les hyphes ascogènes dicaryotiques issues de l'ascogone produisent des asques isolés, ou en bouquets, ou en chaînes, à la suite de caryogamies qui ont lieu dans des rameaux indifférenciés, ou à l'extrémité de « crochets dangeardiens » typiques.

Dans la famille des *Gymnoascacées*, les asques sont parfois nus, comme chez *Byssochlamys fulva*, fréquent dans le sol des vergers; ses ascospores résistent remarquablement à la chaleur et aux antiseptiques, de sorte qu'on le retrouve parfois dans les conserves de fruits où il peut causer de sérieux dégâts. Le plus souvent, le groupe serré des asques est entouré d'un lacis de filaments ramifiés enroulés ou ornés d'épines, qui constituent un ascocarpe rudimentaire. Beaucoup de Gymnoascacées fructifient sur des substrats d'origine animale : poils et plumes, laine, mues d'Insectes, os, ainsi que sur le cuir ou le papier. Certaines espèces kératinophiles végètent dans la peau, les ongles, les cheveux ou les poils des Animaux ou de l'homme; ce sont les *dermatophytes* (genres *Trichophyton, Epidermophyton, Microsporon*, formes conidiennes de Gymnoascacées), agents de mycoses superficielles tenaces : teignes, pied d'athlète, onychomycoses.

Les *Eurotiacées* comprennent une cinquantaine de genres, dont les plus communs sont les formes ascosporées de *Penicillium* et d'*Aspergillus*, Champignons imparfaits extrêmement répandus dans la nature. Ces deux genres comportent des espèces strictement conidiennes, et d'autres susceptibles de produire, dans la nature ou en culture, des ascocarpes clos, à paroi plectenchymateuse ou pseudo-parenchymateuse, rapportés à plusieurs

▲ *Sphaerotheca pannosa, très commun sur les rosiers, revêt les feuilles d'une poudre blanche de conidies; c'est l'aspect caractéristique des « oïdiums ».*

▼ *Aspect microscopique d'un ascocarpe d'Uncinula necator, agent de l'oïdium de la vigne; la paroi éclatée du cléistothèce laisse sortir deux asques volumineux contenant les ascospores.*

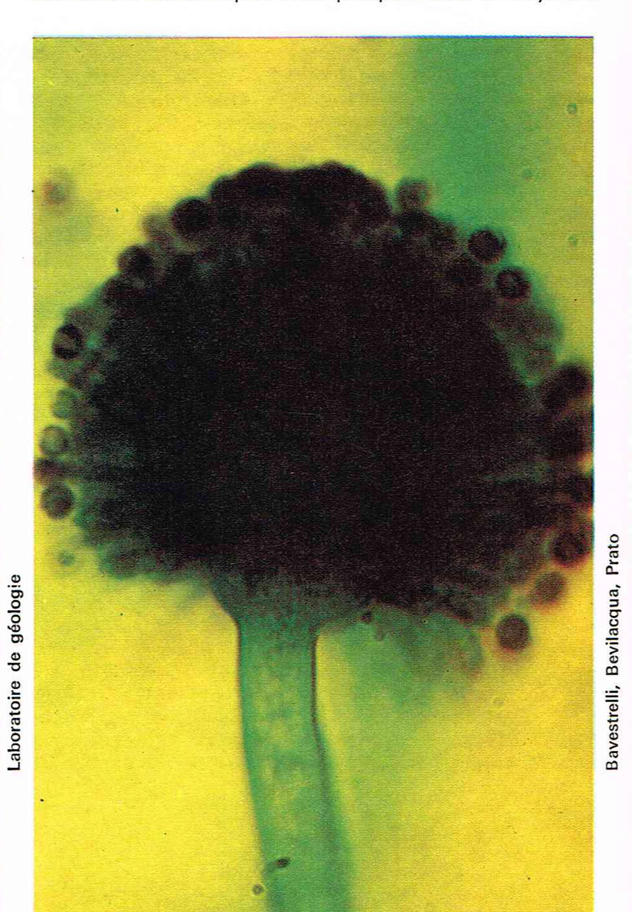


Laboratoire de géologie

▲ *Photographies, au microscope électronique à balayage, des ascospores d'*Aspergillus variaecolor *(en haut) et d'*A. nidulans *(en bas, à gauche) considérablement agrandies.*

genres plectascés : *Eurotium, Emericella (Aspergillus), Carpenteles, Hamigera, Talaromyces (Penicillium)*. Les *Aspergillus* sont fréquents dans le sol et contaminent les produits alimentaires, les fourrages, les textiles, etc. Les formes ascosporées *Eurotium* des *Aspergillus* du groupe *glaucus* apparaissent sur les substrats secs ou riches en sucres, comme les confitures et les fruits secs. Certaines souches d'*A. glaucus* et des espèces affines se développant sur les graines (maïs, arachide) produisent une substance carcinogène, l'aflatoxine ; *A. fumigatus*, thermophile, est responsable d'affections pulmonaires de l'homme et des Animaux. Par contre, des *Aspergillus* sont exploités industriellement pour la production d'acide citrique *(A. niger)* ou de diastases *(A. oryzae)*. Les *Penicillium*, dont certaines espèces produisent des cléistothèces, s'accommodent de substrats nutritifs très variés, même les plus pauvres, et sont présents partout dans le sol, dans l'air et sur toutes sortes de résidus. Certains sont spécifiques d'une pourriture des fruits en stock *(P. expansum* sur pommes, *P. digitatum* et *P. italicum* sur agrumes) ou des Champignons supérieurs *(P. paxilli)*. *P. camemberti* et *P. roqueforti* interviennent dans l'industrie fromagère. De nombreuses espèces de *Penicillium* sécrètent des substances antibiotiques dont quelques-unes ont reçu des

Laboratoire de géologie



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▶ *L'aspect « en goupillon » de la tête conidienne d'*Aspergillus niger *est tout à fait caractéristique du genre* Aspergillus *(microphotographie, à droite).*

applications thérapeutiques importantes : pénicilline (*P. notatum* et *P. chrysogenum*), griséofulvine (*P. griseofulvum*), alors que d'autres produisent des toxines dangereuses lorsqu'elles se développent sur des produits alimentaires (*P. islandicum* sur le riz).

Aux Eurotiacées appartiennent encore les *Monascus*, qui sécrètent des pigments rouges ou violacés dans les ensilages contaminés ou sur le riz qui est alors utilisé comme condiment en Extrême-Orient. Les *Thielavia*, qui appartiennent à la flore du sol, ont des ascospores noires ; *T. basicola* parasite les racines des Végétaux : tabac, Légumineuses.

Les *Onygénacées*, qui se développent surtout sur la corne, les os ou les plumes, sont remarquables par leurs ascocarpes complexes, pédicellés ; *Onygena equina* se récolte sur les carcasses (les cornes et les sabots) des herbivores.

Les *Ophiostomatacées*, rattachées selon les auteurs aux Eurotiales ou à l'ordre voisin des Microascales, sont des Plectomycètes à ascocarpe pourvu d'un col s'ouvrant par un ostiole. Les *Ceratocystis*, avec plus de quarante espèces, sont particulièrement importants par leur pouvoir pathogène (*C. ulmi* est responsable de la « maladie hollandaise » qui décime les ormes), ou comme agents de bleuissement des bois et des pâtes à papier (*C. coerulescens, C. piceae*).

PYRÉNOMYCÈTES

Selon les conceptions modernes, cette dénomination est réservée aux Ascomycètes dont l'ascocarpe est un *périthèce* vrai, contenant des asques unituniqués inoperculés, inclus ou non dans un stroma. Le périthèce (ou *ascothécie*) est un conceptacle subglobuleux ou en forme de bouteille, dont la paroi, généralement mince, interrompue au sommet par un ostiole, s'édifie en même temps que se développe l'ascogone, à partir d'éléments recouvrants issus du pied de cet organe ou du mycélium proche ; à maturité, les asques plus ou moins claviformes, entremêlés de filaments stériles ou *paraphyses*, sont groupés en hyménium au fond de la cavité. Cette disposition fondamentale, de type *ascohyménial*, s'édifie selon divers processus, et conduit à des organes fructifères plus ou moins complexes, selon que les périthèces sont portés directement par le mycélium superficiel (*Sordaria, Chaetomium*), inclus dans les tissus de l'hôte (*Gnomonia*), groupés dans des stromas massifs (*Valsa, Diatrype*), portés par des formations stromatiques pédicellées (*Xylaria, Cordyceps, Claviceps*) ou contenus chacun dans une petite sphère stromatique ou *pyrénosphère* (*Rosellinia*).

Ainsi délimitée, la classe des Pyrénomycètes constitue encore le groupe le plus vaste d'Ascomycètes, avec environ six mille espèces réparties en six cent quarante genres. On y reconnaît conventionnellement deux ordres principaux : les *Hypocréales*, à périthèces charnus ou de consistance molle, de teinte claire ou vivement colorés, et les *Sphæriales* à périthèces sombres, pourvus d'une paroi rigide ou carbonacée. Les *Clavicipitales*, avec les genres *Claviceps, Cordyceps, Ephichloe*, détachés des Hypocréales, sont parfois élevées au rang d'ordre, de même que les *Coronophorales* et les *Corynéliales*, d'affinités incertaines. Dans le groupe très vaste des Sphæriales, on est amené à introduire de nombreuses coupures qui délimitent une quinzaine de familles (suffixe *acées*), dont plusieurs sont traitées fréquemment comme des ordres (suffixe *ales*) ; c'est le cas en particulier des *Diaporthacées (Diaporthales)* et des *Xylariacées (Xylariales)* qui illustrent des types originaux d'organogenèse du périthèce.

Beaucoup de Pyrénomycètes possèdent, outre leurs fructifications ascosporées, une ou plusieurs formes conidiennes assurant leur reproduction végétative ; un tiers environ des espèces connues de Champignons imparfaits (Deutéromycotinés), dans tous les groupes principaux de leur classification, ont été ainsi rattachés au cycle de développement d'Ascomycètes, et particulièrement de Sphæriales et d'Hypocréales.

Sphæriales

La plupart des cinq mille espèces du groupe sont des Champignons microscopiques qui végètent et fructifient sur des substrats ligneux : bois pourrissants, tiges sèches ou feuilles mortes, où ils se comportent en saprophytes ; d'autres sont faiblement parasites ou, exceptionnellement, pathogènes de Végétaux cultivés ; un certain nombre appartiennent à la flore du sol ou sont coprophiles ; des espèces cellulolytiques (*Chaetomium*) sont des agents d'altération des papiers et cartons humides et des textiles.

La classification des Sphæriales est traditionnellement fondée sur l'absence ou la présence d'un stroma autour des périthèces, la forme, la couleur et la septation des ascospores et d'autres caractères morphologiques ; on s'attache actuellement à préciser le mode de développement du périthèce, qui, dans la plupart des cas, se rapporte à l'un ou l'autre des deux principaux types illustrés par les *Xylariales* et les *Diaporthales*. Dans le type *Xylaria*, les

C. Nardin - Jacana



▲ ***Chez* Diatrype disciformis *(sur écorce de hêtre), les périthèces sont inclus dans de petits stromas aplatis, érumpents.***

H. Chaumeton - Jacana



◀ ***Les stromas fertiles de* Xylaria polymorpha *sont des masses noires, dressées en massues, en groupes sur le bois mort.***



H. Chaumeton - Jacana

filaments recouvrants issus de la base de l'ascogone s'organisent autour de celui-ci pour former une paroi, tapissée intérieurement par des filaments libres à leur extrémité, dressés à partir de la base et rayonnants sur les faces latérales, qui constituent les *paraphyses;* le sommet s'étire en un col tapissé de *périphyses,* et s'ouvre plus ou moins tardivement par un *ostiole.* Le tissu ascogène, qui résulte de l'évolution de l'ascogone, occupe la partie inférieure de la cavité du périthèce, et les asques s'allongent entre les paraphyses pour former un hyménium concave continu. Chez certaines formes, les paraphyses sont fugaces, et les hyphes ascogènes sont pelotonnées à la base du périthèce ; à maturité, les asques sont groupés en massif rayonnant dépourvu de paraphyses. Dans le type *Diaporthe,* les filaments recouvrants constituent un massif pseudo-parenchymateux dont la partie centrale, jouant le rôle de tissu nourricier, se désorganise au fur et à mesure de la croissance des asques et des paraphyses, mais celles-ci se gélifient avant la maturité des asques; les ascospores sont fréquemment libérées à l'intérieur même du périthèce et en sont expulsées au travers de l'ostiole dans une sorte de gelée.

Les exemples les plus caractéristiques et les plus communs de Sphæriales sont empruntés aux Sordariacées, aux Mélanosporacées (= Chætomiacées) et aux Xylariacées. Les *Sordariacées* (ou *Sordariales*) sont pour la plupart des saprophytes fimicoles ou humicoles, caractérisés par des périthèces libres, de couleur sombre ou semi-transparents, pourvus ou non d'un col; les ascospores noires, généralement unicellulaires, germent au niveau d'un pore germinatif. Les espèces coprophiles, fréquentes sur les excréments d'herbivores, ont leurs spores entourées d'une gaine mucilagineuse (genre *Sordaria*) ou pourvues d'appendices *(Podospora)* qui les fixent solidement aux feuilles des Graminées ; elles sont ingérées par les herbivores et ne peuvent germer qu'après passage dans le tractus digestif de ces Animaux; les périthèces mûrissent sur les déjections, et les ascospores sont projetées violemment dans l'air à travers le col de la fructification. *Sordaria fimicola* et *Podospora anserina,* entre autres, ont fait l'objet de multiples expérimentations relatives à la nutrition, au déterminisme de la fructification, au mécanisme de la libération des spores. Les travaux de génétique ont utilisé également les espèces hétérothalliques du genre *Neurospora (N. crassa, N. sitophila). Neurospora sitophila* est bien connu par sa forme conidienne *Monilia sitophila,* qui se développe et sporule abondamment en milieu chaud et humide; dans les boulangeries, il peut contaminer le pain qui se couvre rapidement d'une moisissure orangée.

La petite famille des *Mélanosporacées* (ou *Chætomiacées,* ou *Chætomiales*) est caractérisée par des périthèces isolés, généralement superficiels, subglobuleux et surmontés d'un col plus ou moins long *(Melanospora),* ou dépourvus de col et garnis de longues soies simples, ondulées ou spiralées, ou diversement ramifiées *(Chaetomium);* les asques claviformes ou cylindriques ont une paroi mince, fugace, et les ascospores sortent par l'ostiole en amas ou en long cordon. Certaines espèces de *Melanospora* sont symbiotiques ou parasites d'autres Champignons (*M. parasitica* sur divers Champignons imparfaits), mais les *Chaetomium* et les genres affines *(Ascotricha)* sont saprophytes sur des substrats riches en cellulose; ils sécrètent une cellulase active, capable de dégrader leur support. *Chaetomium globosum* est une des moisissures responsables de l'altération des documents graphiques conservés dans des locaux humides.

Les *Xylariacées* ont des fructifications complexes comportant un stroma de teinte sombre, massif *(Daldinia, Hypoxylon, Rosellinia)* ou dressé, simple ou ramifié *(Xypoxylon);* les périthèces sont enfouis dans la partie superficielle du stroma; les ascospores unicellulaires, noires, sont souvent pourvues d'une fente germinative. Les périthèces sont généralement précédés par une forme conidienne de type *Nodulisporium* ou *Geniculisporium. Daldinia concentrica,* à fructifications brunes, hémisphériques, est parasite du frêne, mais il peut continuer à fructifier sur le tronc et les branches mortes. Les *Hypoxylon* (cent vingt espèces) forment des coussinets hémisphériques ou aplatis, noirs, bruns ou rougeâtres à la surface du bois ou de l'écorce de nombreuses essences. Certaines espèces de *Rosellinia* sont des parasites sévères des racines : *R. necatrix* (forme conidienne *Dematophora*)

s'attaque à la vigne et au pommier, *R. quercina* au chêne. Les *Xylaria,* fréquents dans le monde entier (une centaine d'espèces) et de formes variées, se développent surtout sur le bois mort ou dans l'humus. On reconnaît les stromas cylindriques du *Xylaria hypoxylon,* divisés à l'extrémité en multiples rameaux, sur les souches et les branches mortes des feuillus ; le sommet des branches stromatiques se couvre d'une poudre blanche de conidies, les périthèces apparaissent plus tardivement à la base du stroma ; *X. hypoxylon* se comporte occasionnellement en parasite (pourriture noire des racines du pommier).

On rapporte également aux Sphæriales *(Diaporthacées)* des genres, tel *Ophiobolus* (à longues ascospores vermiformes, commun sur les vieilles tiges de Graminées), qui comportent des espèces pathogènes de Végétaux cultivés. *O. graminis* est l'agent du « piétin » des céréales. Le genre voisin *Cochliobolus* a pour formes conidiennes des *Bipolaris,* plus connus sous la dénomination d'*Helminthosporium graminicoles,* qu'on trouve à l'origine d'affections du maïs *(C. heterostrophus),* du riz *(C. miyabeanus),* et de diverses céréales *(C. victoriae).*

Hypocréales

Les familles de l'ordre des Hypocréales (ou Nectriales) sont parfois traitées avec les Sphæriales, dont elles diffèrent surtout par la nature charnue et la teinte claire du stroma et de la paroi des périthèces. Toutefois, chez les *Nectria* et quelques autres genres, le développement des périthèces présente des modalités particulières ; les paraphyses sont ici d'origine apicale et à développement descendant *(pseudo-paraphyses) ;* l'extrémité libre de ces filaments vient s'insinuer entre les jeunes asques qui se développent sur le plancher du périthèce, et se fixent secondairement à la base de la paroi. Les *Nectria* et genres voisins (famille des *Hypocréacées*) ont des formes conidiennes de type phialosporé, appartenant à des genres caractéristiques de Champignons imparfaits *(Cephalosporium, Verticillium, Fusarium, Cylindrocarpon),* parmi lesquels on trouve des parasites graves de Végétaux cultivés. *Nectria cinnabarina,* commun sur les branches fraîchement coupées d'arbres et d'arbustes variés, forme de petits stromas roses érumpents, d'abord tapissés de filaments conidiens (forme *Tubercularia vulgaris*), qui se garnissent ensuite de périthèces rouge vif. *N. galligena* provoque la formation de chancres sur les branches des pommiers, et *N. ditissima* sur le hêtre. Plusieurs espèces de *Nectria* contribuent à la pourriture des tubercules de pommes de terre, en particulier *Nectria inventa* et sa forme conidienne *Verticillium cinnabarinum ;* d'autres *(N. episphaeria)* fructifient sur les vieux stromas de Sphæriales ou sur les polypores *(N. polyporina).* Le genre voisin *Gibberella,* à périthèces bleus, fournit à l'horticulture une substance de croissance, la *gibberelline,* extraite de *G. fujikuroi* (forme conidienne *Fusarium moniliforme*), agent de la maladie du gigantisme du riz. Les *Hypocrea,* à spores bicellulaires, forment des stromas vivement colorés sur le bois mort ou sur les vieux polypores ; leurs formes conidiennes sont des *Gliocladium,* ou le plus souvent des *Trichoderma (T. viride* est le stade imparfait d'*Hypocrea rufa) ;* les *Trichoderma* jouent un rôle important dans le sol, comme antagonistes d'autres espèces, y compris des pathogènes. Les *Hypomyces,* à ascospores apiculées, sont surtout des parasites de Champignons supérieurs. Les *Clavicipitacées* (ou *Clavicipitales*) sont caractérisées par des asques cylindriques pourvus d'un gros bouchon apical, et des ascospores vermiformes se divisant parfois en courts segments. La plupart sont parasites de Graminées *(Claviceps, Epichloe),* d'Insectes ou d'autres Champignons *(Cordyceps). Claviceps purpurea,* agent de l'ergot des céréales (en particulier le seigle), apparaît à la fin de l'été sur diverses Graminées dont les grains infectés sont remplacés par un sclérote fusoïde rougeâtre ; l'ergot hiverne sur le sol et germe au printemps suivant en produisant un ou plusieurs stromas pédicellés dont la tête sphérique est bordée de périthèces ; les ascospores filiformes, libérées dans l'air, infectent les ovaires des Graminées en cours de développement. Les jeunes sclérotes produisent plusieurs générations de conidies unicellulaires (forme *Sphacelia*) enrobées dans un nectar qui attire les Insectes ; ceux-ci les transportent sur d'autres fleurs. Les sclérotes des *Claviceps* contiennent un certain nombre d'alcaloïdes toxiques qui, s'ils sont ingérés par l'homme ou le bétail, peuvent produire de graves désordres vasculaires nerveux et parfois la mort.

Les alcaloïdes de l'ergot de seigle ont toutefois reçu des applications thérapeutiques, dans le traitement des migraines, en obstétrique et en psychiatrie ; aux cultures commerciales sur le seigle fait maintenant place une préparation semi-synthétique à partir de l'acide lysergique produit par les cultures de *C. paspali.* Les *Cordyceps* produisent des stromas charnus, pédicellés, de structure semblable à celle des *Claviceps.* La plupart sont parasites d'Insectes ou d'araignées, dont le corps momifié supporte les stromas fructifères ; on trouve ainsi les massues orangées de *C. militaris* sur les chrysalides de divers Lépidoptères et Hyménoptères. Quelques espèces de *Cordyceps* sont fongicoles, infectant les fructifications hypogées des *Elaphomyces.*

DISCOMYCÈTES

Les Discomycètes sont caractérisés par leurs fructifications ou *apothécies,* en forme de coupe ou de disque, sessiles ou pédicellées, en principe largement ouvertes et tapissées à la face supérieure par un hyménium palissadique où les asques sont entremêlés de paraphyses. Le groupe comporte environ trois mille espèces (quatre cent vingt-cinq genres), de biologie et d'habitats variés. Beaucoup sont microscopiques, mais un nombre appréciable sont d'assez grande taille, et certaines, comestibles.

Fondamentalement, l'organisation de l'apothécie est de type *ascohyménial,* comparable à celle du périthèce *sensu stricto* des Pyrénomycètes. Elle est constituée par un plexus basal formé d'hyphes entremêlées qui abritent un peloton fertile comprenant un ou plusieurs ascogones pourvus ou non d'un trichogyne. Les hyphes végétatives produisent une couche de paraphyses dressées et les ascogones engendrent, selon le schéma classique, l'appareil sporophytique ascogène. Les asques issus des filaments ascogènes se développent entre les paraphyses, l'ensemble constituant l'hyménium superficiel. La morphologie de l'ascocarpe mûr est très variable, suivant l'origine et le degré de différenciation des tissus qui accompagnent ou protègent l'hyménium.

En général, les bords et la face inférieure du *subiculum* engendrent autour du disque fertile une marge protectrice plus ou moins filamenteuse, ou *parathécium,* parfois doublée par un tissu d'origine stromatique. Dans les formes les moins différenciées, l'hyménium s'organise, sans parathécium, à l'intérieur d'un stroma persistant, dans des logettes qui s'ouvrent largement à maturité. Enfin, l'aspect le plus caractéristique de l'apothécie est celui d'un *discopode* de consistance membraneuse ou charnue, engendré directement par le mycélium ou érigé sur un stroma : le disque fertile est contenu dans une cupule à paroi *(excipulum)* plus ou moins épaisse, sessile ou pourvue d'un pied ou stipe ; la cupule peut être renversée et le sommet fertile renflé en tête, et cette structure peut se compliquer de plis et d'alvéoles, ou encore s'invaginer en un organe clos.

Ces caractères servent à définir les différents ordres de Discomycètes, qu'on s'accorde à regrouper, selon le mode de déhiscence de l'asque mûr, en Discomycètes inoperculés et operculés. Chez les *Discomycètes inoperculés,* les ascospores sortent de l'asque par un pore apical délimité par un sphincter (anneau apical) ; à ce groupe appartiennent des espèces, généralement de petite taille, représentant les *Hélotiales, Phacidiales, Ostropales.* Chez les *Discomycètes operculés,* il y a formation, au sommet de l'asque (dépourvu d'anneau), d'un opercule délimité par une fente en fer à cheval ; ce sont essentiellement les *Pezizales,* qui comprennent les espèces de grande taille les plus remarquables : pezizes, morilles, helvelles. Les *Tubérales,* dont les apothécies sont transformées en tubercules souterrains, sont sans doute apparentées à certains Discomycètes operculés.

Phacidiales

Les Phacidiales, les plus simples des Discomycètes inoperculés, constituent un ordre d'affinités incertaines, parfois confondu avec les Hélotiales. L'exemple le plus



▲ ***Les Hypocréales ont des périthèces charnus de couleur vive.*** **Nectria galligena,** ***agent du chancre du pommier, se manifeste sur l'écorce par de petits conceptacles sphériques rouge vif.***

Page ci-contre :
◀ **Xylaria hypoxylon** ***est très fréquent sur les souches et les branches tombées. Les stromas dressés, découpés, sont couverts d'une poussière blanche de conidies ; les périthèces apparaissent plus tard à la base des fructifications.***



H. Chaumeton - Jacana



Droits réservés

▲ *La plupart des* **Cordyceps**, *Hypocréales à stromas fertiles pédicellés, sont des parasites d'Insectes; cependant celui-ci,* **C. capitata**, *parasite la truffe des cerfs,* **Elaphomyces variegatus.**

▶ *Les stromas ascogènes de* **Claviceps purpurea** *naissent d'un sclérote enfoui sous terre, qui s'est formé au cours de l'été parmi les grains d'un épi de seigle; c'est l'ergot, maladie bien connue des céréales.*

connu est *Rhytisma acerinum,* qui forme sur la face supérieure des feuilles de sycomore des taches noires, à l'aspect de goudron, constituées par un stroma intraépidermique. En été, le centre de la tache d'injection se garnit de spermogonies pourvues d'un ostiole, qui émettent des spermaties; l'hiver, dans les feuilles tombées, le stroma se troue de petites cavités aplaties, dont le fond est tapissé d'un hyménium dépourvu de marge. Après l'hiver, les asques mûrs sont mis à nu par la déchirure du toit de la loge stromatique; les ascospores filiformes, hyalines, à paroi mucilagineuse, sont libérées à travers le pore apical; elles contaminent alors les jeunes feuilles des érables en pénétrant par les stomates. Les aiguilles des pins sont pareillement parasitées par des *Hypoderma*, analogues aux *Rhytisma*, mais à stromas uniloculaires, et par le *Lophodermium pinastri*, parasite sévère qui provoque la chute massive des aiguilles. Les Conifères sont aussi susceptibles d'être attaqués par des *Phacidium* et *Rhabdocline* à structure plus simple, dépourvus de stroma. Les stromas charnus, gélatineux des Cryptomycétacées se développent sous l'écorce des plantes ligneuses (*Cryptomyces maximus*, sur les saules, *Potebniamyces discolor*, sur le pommier), où ils provoquent la formation de chancres.

Hélotiales

Les Hélotiales sont les Discomycètes inoperculés les plus caractéristiques, produisant des apothécies typiques, généralement de petite taille, et des ascospores non filamenteuses. L'ordre comprend plus de deux cents genres, pour la plupart saprophytes, et la taxonomie du groupe est encore confuse; on y reconnaît environ huit familles, mais certains genres sont seulement rapportés à l'ordre. Les formes les plus élémentaires sont les *Ascocorticium*, qui n'édifient pas d'apothécies; l'hyménium indéfini forme des taches veloutées sur les vieilles écorces. Les autres familles produisent des ascocarpes définis, en forme de coupe sessile ou stipitée, sauf chez les *Géoglossacées,* où ils sont en massue plus ou moins aplatie. Les *Orbiliacées*, saprophytes, ont des apothécies de petite taille, de consistance cireuse; les petites cupules de l'*Orbilia xanthostigma* (1 mm de diamètre) apparaissent en troupes serrées, orange vif, sur les bois pourrissants. Les *Dermatéacées* produisent sous l'écorce des Végétaux des stromas limités qui produisent au centre des conidies, dans des pycnides (Sphæropsidales) ou sur des acervules (Mélanconiales), et ensuite, sur la marge, de très petites apothécies sessiles, d'abord immergées dans l'hôte, puis superficielles. Les *Mollisia* forment des réceptacles minuscules, grisâtres, sur les tiges et les bois pourris; *Calloria fusarioides*, rouge-orangé, n'est pas rare sur les tiges d'orties. Mais bon nombre de Dermatéacées sont, sous leur forme ascosporée ou plus fréquemment au stade conidien, des parasites de Végétaux supérieurs, agents de chancres ou d'anthracnoses. Les *Diplocarpon* ont pour formes conidiennes des Mélanconiales qui se manifestent sur le rosier *(Actinonema rosae)*, sur le fraisier *(Marssonina fragariae)*, sur le châtaignier *(M. ochroleuca)*. *Cryptosporiopsis malicorticis (= Gloeosporium perennans)* et *C. corticola,* parasites du pommier, sont des formes imparfaites de *Pezicula*. On trouve chez les *Hyaloscyphacées*, à apothécies velues, des parasites de Conifères, mais la plupart sont des saprophytes peu remarquables. Par contre, les *Sclérotiniacées* groupent un nombre important de pathogènes des plantes cultivées, tels les *Sclerotinia* et genres voisins. Leurs apothécies longuement pédicellées se forment sur de petits tubercules noirs ou des sclérotes différenciés dans les tissus de l'hôte. *Sclerotinia curreyana* est parasite des joncs; *S. tuberosa* vient sur les rhizomes de l'anémone Sylvie et provoque sur les anémones cultivées la pourriture des racines. *Sclerotinia sclerotiorum* est responsable de la pourriture, en cave ou en silo, des tubercules et des racines d'un grand nombre de plantes : carottes, betteraves, pommes de terre, et des tiges de haricots ou de pois. D'autres *Sclerotinia*, *Botryotinia*, *Stromatinia*, se manifestent par une forme conidienne bien différenciée, qui peut suppléer la forme ascosporée; la production d'apothécies est exceptionnelle. *Sclerotinia fructigena* provoque une pourriture brune puis la momification des pommes et des poires; la maladie, très fréquente, est transmise par les conidies de type *Monilia (M. fructigena)* qui pénètrent dans le fruit en formation à la faveur de piqûres d'Insectes ou de lésions accidentelles. Une *moniliose* analogue est produite sur les fruits à noyaux (prunes, pêches, cerises, abricots) par *Sclerotinia laxa*, forme conidienne *Monilia cinerea*. Alors que les apothécies de *S. fuckeliana* sont rarement observées, sa forme conidienne *Botrytis cinerea* est abondante sur toutes sortes de Végétaux sénescents; elle s'attaque également aux tissus jeunes et provoque la « fonte » des semis. *Botrytis cinerea* est responsable de la pourriture grise des fruits (fraises, framboises, tomates); sur les raisins très mûrs,

la « pourriture noble » favorise la concentration du jus et le développement du bouquet des sauternes. D'autres *Botrytis* parasitent les bulbes d'oignons, de glaïeuls, etc. On range également parmi les Sclérotiniacées le *Gloeotinia temulenta*, parasite des graines de nombreuses Graminées ; sa forme conidienne *Endoconidium temulentum* confère aux grains infectés des propriétés enivrantes. Les *Hélotiacées* diffèrent des Sclérotiniacées par l'absence de sclérotes à l'origine des discopodes. Parmi les multiples genres et espèces, généralement saprophytes, on remarque, outre les *Helotium (= Cudoniella)*, communs sur les brindilles et les herbes sèches, le *Bulgaria inquinans*, dont les réceptacles en forme de toupies noires, élastiques, croissent sur les troncs de chênes abattus, et le *Coryne sarcoides*, rouge violacé, gélatineux, venant sur le bois mort ; *Chlorosplenium aeruginosum* produit de petites cupules membraneuses bleu-vert sur le bois mort, intensément coloré en vert par le pigment (xylindéine) sécrété par son mycélium ; ce bois est parfois utilisé pour sa valeur ornementale en ébénisterie.

Les *Géoglossacées* regroupent les formes clavulées et spatulées de Discomycètes inoperculés, de taille appréciable, toutes saprophytes géophiles. Le chapeau en massue plus ou moins comprimée est en continuité avec le pied chez le *Trichoglossum hirsutum* et le *Geoglossum ophioglossoides*, entièrement noirs, qui peuvent atteindre 8 ou 9 cm de haut et croissent dans les pelouses et les friches ; *Microglossum viride*, plus petit, pousse sur la terre, parmi les mousses et les feuilles mortes. Chez les *Spathularia* (*S. flavida*, sous les sapins en montagne) et les *Mitrula* (*M. paludosa*, au bord des fossés et des marécages), la massue formant le chapeau, de couleur claire, est séparée du pied par un sillon.

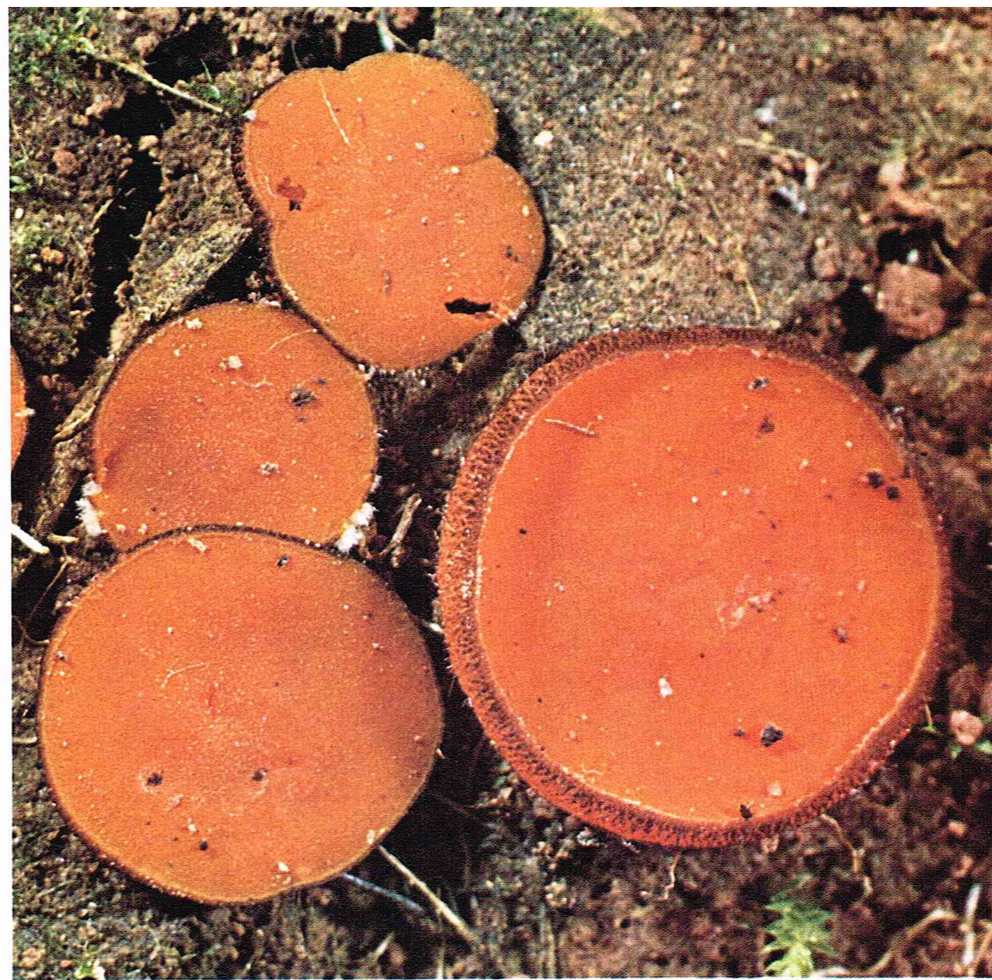
Très proches des Hélotiales sont les *Ostropales* (ou Ostropacées), à ascospores filamenteuses, septées, se divisant en segments ; les espèces du genre *Vibrissea* sont aquatiques ou semi-aquatiques.

Pezizales

Les Pezizales sont le seul ordre de *Discomycètes operculés*. Leurs fructifications sont de même type que celles des Hélotiales, mais généralement de plus grande taille et de structure plus complexe. La différence essentielle réside dans le mode de déhiscence des asques, qui s'ouvrent au sommet par un clapet ou un opercule. Les ascospores sont ovoïdes ou globuleuses, et leur paroi souvent rugueuse ou ponctuée. On en connaît environ six cents espèces, toutes saprophytes, terricoles, coprophiles ou lignicoles. Les formes les plus simples sont géophiles, généralement associées aux places brûlées. *Rhizina inflata*, qui vient sur la terre des pinèdes incendiées, offre des réceptacles irréguliers, bosselés, étalés sur le sol où ils sont fixés par des sortes de crampons. Les *Pyronema (P. confluens* et *P. domesticum)* produisent des apothécies sessiles de très petite taille (1 à 2 mm de diamètre), rouge-orangé, en colonies serrées sur les charbonnières récentes, la terre stérilisée par la vapeur et, parfois, le plâtre dans les maisons. On les cultive aisément au laboratoire, et le développement de leurs ascocarpes a fait l'objet de nombreux travaux ; le mode de conjugaison des organes sexuels (ascogone surmonté d'un trichogyne et anthéridie), la différenciation de l'asque au sommet d'un crochet dangeardien, les phénomènes cytologiques qui accompagnent la caryogamie et la méiose, puis l'individualisation des ascospores, ont fourni le schéma type de reproduction des Ascomycètes. Les *Thélébolacées* et les *Ascobolacées* comportent de nombreux genres minuscules et pour la plupart fimicoles, fréquents sur les bouses de vaches desséchées. Les apothécies de *Thelebolus stercoreus* ne produisent qu'un seul asque, mais qui peut contenir un très grand nombre d'ascospores. Les *Ascobolus* forment de petites apothécies lenticulaires aux asques larges, aux spores fortement colorées, pourpre ou violacées, de taille relativement grande ; à maturité, le sommet des asques fait saillie au dessus de l'hyménium, et les ascospores sont vivement projetées jusqu'à 30 cm de distance. Les différentes espèces d'*Ascobolus* sont soit homothalliques, soit hétérothalliques ; celles-ci ont fourni un excellent matériel d'étude pour la mise en évidence du déterminisme hormonal de la fertilisation *(A. furfuraceus)* ou l'interprétation de la structure des gènes *(A. immersus)*. *Coprobia granulata*, également abondant sur les bouses de vaches où il se manifeste par des apothécies orange (3 mm de diamètre), est hétérothallique, mais dépourvu d'organes sexuels différenciés ; la conjugaison est assurée par la fusion de mycéliums de types sexuels opposés. Les *Humariacées*, proches des Ascobolacées, réunissent des genres à apothécies fréquemment garnies de poils ou de soies raides, et qui poussent de préférence sur le sol nu : *Humaria* et *Lamprospora*, de couleurs vives, *Ciliaria*, dont la marge est couverte de poils bruns, *Anthracobia* ocre ou rougeâtres, qui croissent toujours sur les places à charbon, *Geopyxis carbonaria*, qu'on trouve en grand nombre dans les forêts de Conifères incendiées. Le genre *Aleuria* comporte de nombreuses espèces reconnaissables à leurs conceptacles de taille notable (jusqu'à 10 cm), en forme de coupe plus ou moins étalée, presque toujours sessile ; le plus commun, *A. vesiculosa*, brun clair, vient sur les terres riches en matières organiques. Les *Sarcoscypha* et *Sarcosoma* ont des apothécies pédicellées, de consistance ferme, et sont plus particulièrement lignicoles.

Le genre *Peziza*, avec une cinquantaine d'espèces de belle taille, aux apothécies en coupe sessile ou brièvement stipitée, à paroi mince, fragile, caractérise la famille des *Pezizacées*. On consomme, à l'état cru, *Peziza aurantia*.

Les *Helvellacées* et les *Morchellacées* sont caractérisées par leurs ascocarpes pourvus d'un pied bien distinct du chapeau et le plus souvent creux. Chez les helvelles, le chapeau est en forme de coupe dressée ou retournée en selle, souvent lobée, veinée ou plissée. L'oreille de chat, *Helvella crispa*, et l'helvelle lacuneuse sont comestibles, mais de qualité médiocre ; insuffisamment cuites, elles peuvent provoquer des troubles gastro-intestinaux graves, comme les gyromitres ou fausses morilles *(Gyromitra esculenta)* dont on a isolé une toxine thermolabile, la gyromitrine. Les morilles ont un chapeau massif, composé d'alvéoles tapissés par l'hyménium fertile, séparés par des crêtes stériles minces, alignés ou irrégulièrement contournés ; les bords du chapeau adhèrent au sommet du pied dans les morilles vraies, alors qu'ils sont libres chez le morillon, *Mitrophora semilibera ;* le chapeau de *Verpa digitiformis*, à peine ridé, coiffe le pied comme un doigt de gant. Une quinzaine d'espèces ont été décrites dans le genre *Morchella*, apprécié pour ses qualités gustatives ; certaines viennent obligatoirement sous les Conifères *(M. conica)* ; la morille blonde, *M. rotunda*, excellent comestible, se rencontre près des ormes et des frênes ; *M. hortensis* et d'autres formes très estimées

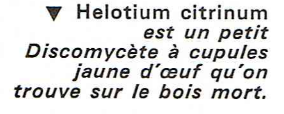

C. Nardin - Jacana

▲ **Melastiza chatteri** ***est une minuscule pezize aux apothécies rouge-orangé appliquées sur le sol.***



Ruffier Lance - Jacana

▲ *Les feuilles de sycomore attaquées par* **Rhytisma acerinum** *sont maculées de taches noires, compactes, constituées par les stromas fertiles du Champignon.*



▼ **Helotium citrinum** *est un petit Discomycète à cupules jaune d'œuf qu'on trouve sur le bois mort.*



H. Chaumeton - Jacana

recherchent les débris organiques ; leur culture a été tentée avec un succès partiel.

Tubérales

Les Ascomycètes souterrains à fructifications charnues plus ou moins globuleuses constituent l'ordre des Tubérales. Leurs ascocarpes complètement clos ou marqués d'une dépression à la base ou au sommet sont creusés d'une ou de plusieurs cavités, simples ou le plus souvent complexes, tapissées par l'hyménium fertile. Les formes les plus simples (genre *Genea*, *Pseudobalsamia*) ont un hyménium typique de pezizes, à asques octosporés accompagnés de paraphyses. Les *Tubéracées* (genre principal *Tuber*) sont encore apparentées aux Pezizales, mais leurs fructifications sont profondément modifiées par la biologie souterraine. La truffe est un tubercule charnu délimité par un *péridium* verruqueux, aspérulé ou lisse ; la chair ou *gléba*, odorante, est marbrée de veines les unes stériles, les autres fertiles contenant, en ordre dispersé, des asques ovoïdes, indéhiscents ; ils produisent une à cinq grosses spores noires, ellipsoïdes ou sphériques, à paroi ornée d'épines, de verrues ou de crêtes en réseau. La truffe la plus appréciée pour ses propriétés gastronomiques est la truffe du Périgord, *Tuber melanosporum,* qui vient dans les sols calcaires bien drainés, en association mycorrhizique avec les racines des chênes. On consomme d'autres truffes noires : *Tuber aestivum* (truffe de la Saint-Jean), *T. uncinatum* (truffe de Bourgogne), *T. brumale* (truffe du Piémont) et la truffe blanche, *T. magnatum*, aux fructifications volumineuses, ocracées ; la truffe jaune *(T. rufum)* est inconsommable. *Choeromyces meandriformis,* non comestible, ressemble à une truffe blanche de grande taille ; ses asques contiennent toujours huit spores. Les espèces du genre *Terfezia*, à chair dépourvue de veines fertiles et asques octosporés, sont propres aux régions méditerranéennes, où elles sont associées aux cistes et aux hélianthèmes. On a rapproché des Tubérales les *Elaphomyces* (truffes de cerf) ; il semble qu'elles soient plutôt apparentées aux Eurotiales.

LOCULOASCOMYCÈTES

Dans ce groupe de Champignons (plus de cinq cents genres) autrefois confondus avec les Pyrénomycètes, les asques se forment dans des locules dépourvues de paroi propre (pseudothécies), creusées dans un stroma préexistant. A ce caractère fondamental est associé celui des asques, à paroi fréquemment épaisse, en principe bituniqués et nassascés ; les ascospores sont généralement septées. L'organisation de l'ascocarpe est toutefois très diversifiée. Le type le plus simple comporte un stroma massif, en forme de coussin, percé de cavités qui contiennent chacune un seul asque. Il caractérise l'ordre des *Myriangiales,* Champignons fréquents dans les régions tropicales, parasites de plantes supérieures ou, plus rarement, d'Insectes. Les asques globuleux sont irrégulièrement répartis dans les logettes de l'ascostroma qui est compact chez les *Elsinoe* et les *Myriangium*, gélatineux chez les *Atichia*, qui végètent en saprophytes, sous forme levuroïde, dans les produits sucrés sécrétés par les Insectes vivant sur les feuilles.

Des types d'organisations plus complexes sont illustrés par le genre *Dothidea*, où les asques sont groupés en bouquet sur le plancher de la logette stromatique, et surtout par les *Pleospora*, où à l'intérieur de la locule se différencient des formations stromatiques secondaires : un *ménisque basal*, qui supporte l'appareil ascogène et les asques, et une *cloche apicale* où s'ouvrira un ostiole ; cette dernière engendre des filaments descendants qui viennent se fixer au ménisque ; à maturité, ces filaments stériles, ou *pseudo-paraphyses*, sont détachés et entremêlés aux asques à la base du conceptacle, comme les paraphyses d'un hyménium typique.

La physionomie des ascocarpes est finalement liée au développement et à la morphologie du stroma. Celui-ci peut engendrer des sphères stromatiques superficielles, englobant chacune une logette fertile *(Mycosphaerella, Cucurbitaria)* ; il peut être réduit à ces sphères stromatiques, à paroi peu épaisse, portées directement sur le mycélium *(Pleospora, Leptosphaeria, Venturia)* ; la pseudothécie ascoloculaire ressemble alors au périthèce typique des Ascohyméniaux. Des ascocarpes plats et allongés, s'ouvrant par une fente longitudinale, caractérisent l'ordre des *Hystériales*, représentées par le genre *Hysterium*, commun sur le bois mort, et ses alliés *Lophium* et *Glonium*. Les stromas des *Microthyriales*, foliicoles surtout tropicales, ont un développement « inversé » : les asques sont abrités sous un bouclier stromatique superficiel, à structure radiaire *(Microthyrium, Asterina)*.

La plupart des Loculoascomycètes de nos régions appartiennent aux Dothidéales et aux Pléosporales.

Dothidéales

Les Dothidéales (ou *Pseudosphæriales* ou *Dothiorales*) ont des ascocarpes à développement souvent limité, pluri- ou uniloculaires et fréquemment périthécioïdes, sans formation de pseudo-paraphyses. Les *Dothidea*, aux ascospores brunes, bicellulaires, sont assez communs sur le bois mort des sureaux et autres arbustes. Les *Mycosphaerella* (plus de cinq cents espèces) sont des parasites de feuilles, caractérisés par des sphères stromatiques très petites et très nombreuses groupées sur un stroma qui se développe sous l'épiderme ; certaines sont mâles, produisant des spermaties, les autres femelles, contenant des ascogones pourvus d'un trichogyne ; à maturité, elles possèdent un bouquet d'asques à spores hyalines bicellulaires. Plusieurs espèces de *Mycosphaerella* sont inféodées aux feuilles des chênes et des châtaigniers, d'autres attaquent les feuilles ou les fruits de plantes cultivées (*M. fragariae*, sur le fraisier) ; leurs formes conidiennes sont des Hyphomycétales (*Cladosporium, Ramularia, Cercospora,* etc.) ou des Sphæropsidales *(Phyllosticta, Ascochyta, Septoria)*. *Ascochyta pisi*, forme pycnidienne de *Mycosphaerella* (= *Didymella*) *pinodes*, est l'agent d'une affection sévère des pois (pourriture du collet, anthracnose des gousses).

Pléosporales

Les Pléosporales possèdent des ascocarpes de structure plus complexe, généralement pourvus de pseudo-paraphyses ; ce sont soit des stromas pluriloculaires, soit des sphères stromatiques périthécioïdes ; ils sont inclus dans le substrat, érumpents ou tout à fait superficiels. A cet ordre appartiennent de nombreuses espèces phytophages, saprophytes banaux ou parasites faibles de plantes herbacées (genre *Pleospora, Leptosphaeria*), des agents pathogènes se manifestant sur les fruits *(Venturia, Guignardia)*, et un nombre important de Champignons coprophiles groupés dans la famille des *Sporormiacées*. On connaît plus de cent espèces de *Pleospora*, qui fructifient pour la plupart sur des tiges sénescentes ; leurs ascocarpes sont des pseudothécies formées directement sur le mycélium, et leurs ascospores brunes sont septées transversalement et longitudinalement ;


H. Chaumeton - Jacana


M.-C. Robert - Jacana


C. Nardin - Jacana

▲ *Les réceptacles de* Mitrula paludosa, *en massue jaune-orangé portée par un pied grêle, d'un blanc brillant, se trouvent au printemps sur les feuilles submergées, dans les mares et les fossés.*

◄ Chlorosplenium aeruginosum *forme parfois ses petites apothécies membraneuses bleu-vert sur le « bois vert » coloré par le pigment de son mycélium.*

◄ Sarcoscypha coccinea, *la pezize écarlate, vient en hiver sur les ramilles des arbustes de nos haies.*



H. Chaumeton - Jacana

J.-N. Reichel - Top - Réalités



▲ *L'oreille-de-lièvre,* ***Otidea onotica,*** *est bien reconnaissable à son réceptacle de couleur ocre, fendu comme une oreille.*

▶ *Pour obtenir des truffes, il est indispensable de cultiver en même temps les chênes, dont les racines leur sont étroitement associées en mycorrhizes. On voit ici une jeune pépinière de chênes truffiers en Dordogne.*

▶ *Coupe dans une truffe du Périgord,* ***Tuber melanosporum;*** *on remarque les veines blanches qui partagent la gléba fertile, noir violacé.*

leurs formes conidiennes *Stemphylium* et *Alternaria* sont également dictyosporées. *Pleospora herbarum* (f. conid. *Stemphylium botryosum*) est plurivore; il attaque un certain nombre de plantes cultivées et se manifeste par une nécrose des feuilles (trèfle, luzerne), une pourriture noire des fruits, ou l'altération des semences; on le rencontre parfois sur des produits manufacturés cellulosiques : textiles, papiers. *P. betae* est responsable de la « jambe noire » de la betterave. On trouve aussi parmi les *Leptosphaeria*, à ascospores septées transversalement (environ deux cents espèces), des Champignons saprophytes ou faiblement parasites sur les feuilles et les tiges moribondes de nombreux Végétaux herbacés et quelques parasites des Végétaux cultivés : *L. avenaria* s'attaque à l'avoine et *L. coniothyrium* aux Rosacées (chancre de la tige du rosier). *L. maculans,* sous sa forme pycnidienne *Phoma* (=*Plenodomus*) *lingam,* est responsable de sérieux dégâts dans les cultures de colza et d'autres Crucifères. *Venturia inaequalis* (f. conid. *Spilocea dendritica*) et *V. pirina (Fusicladium virescens)* sont les agents des « tavelures » des pommes et des poires. Le « black-rot » de la vigne est provoqué par la Pléosporale *Guignardia bidwellii.*

Les Sporormiacées (genres *Sporormia, Delitschia, Trichodelitschia*) constituent un groupe biologique homogène, inféodé aux excréments et particulièrement aux déjections d'herbivores, comme le sont les Sordariacées parmi les Sphæriales. *Sporormia intermedia*, à ascospores noires quadricellulaires, est l'espèce la plus commune.

Les stades ascosporés des *Fumagines*, qui forment à la surface des feuilles, surtout dans les régions tropicales et subtropicales, un revêtement pruineux d'un noir de suie, ont pour la plupart une structure comparable à celle des *Dothidea* ou des *Pseudosphaeria;* ils sont groupés dans l'ordre des *Capnodiales*. Ces Champignons se comportent le plus souvent en saprophytes, végétant dans le miellat des Insectes (cochenilles, coccides)



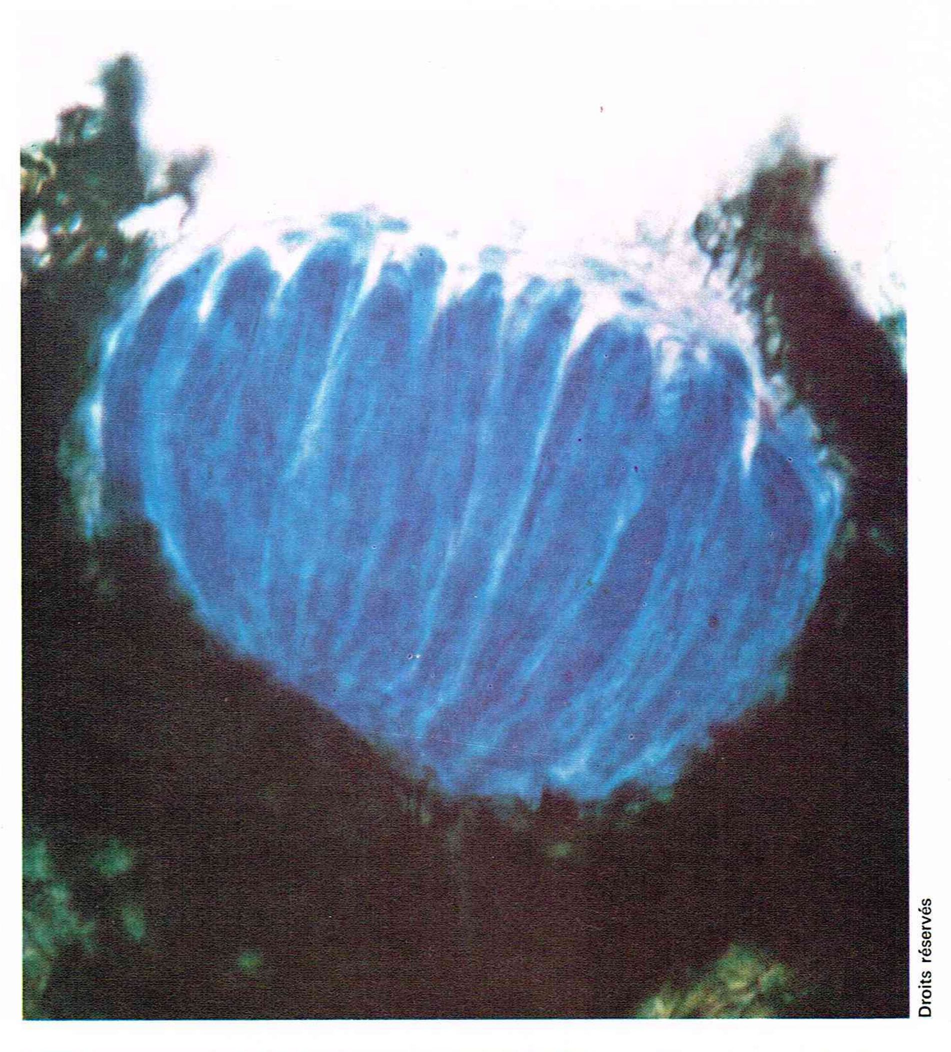
J.-N. Reichel - Top - Réalités

auxquels ils sont associés sur l'hôte ; certains sont hyperparasites ; d'autres (genres tropicaux *Englerula*, *Schiffnerula*) sont parasites superficiels des feuilles qu'ils pénètrent par des haustories. Parmi les espèces présentes dans la zone méditerranéenne citons la fumagine de l'olivier, *Capnodium elaeophilum*, et celle des agrumes, *Limacina citri*.

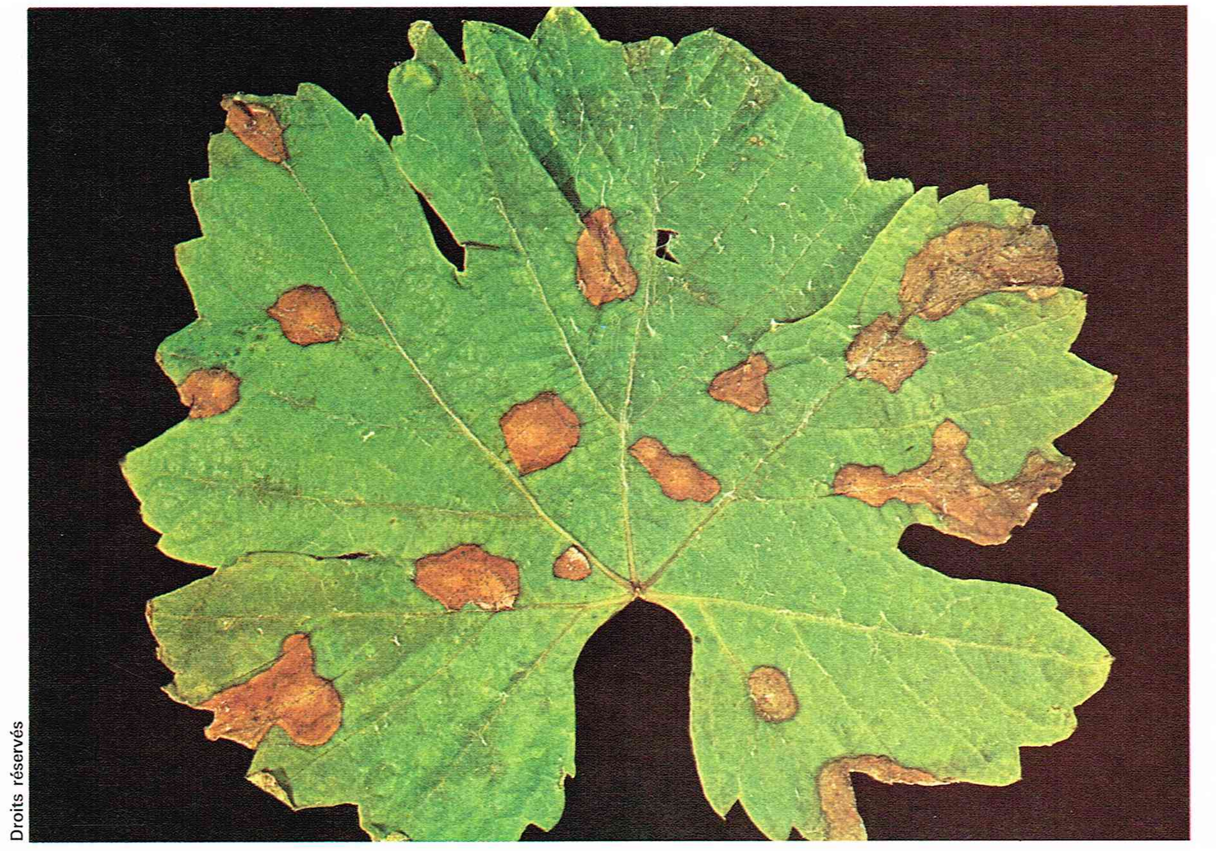
LABOULBÉNIOMYCÈTES

L'ordre des *Laboulbéniales* groupe des Champignons sans affinités évidentes avec les autres types d'Ascomycètes, et qu'on traite actuellement comme une classe distincte. De très petite taille (1 à 10 mm), généralement brun foncé, ils vivent attachés au corps d'Arthropodes, et en particulier d'Insectes, sans apparemment leur causer de préjudice. Leurs relations avec l'hôte relèvent du commensalisme plutôt que du parasitisme ; on les a qualifiés de « parasites ornementaux ». L'organisation des Laboulbéniales est comparable à celle des Algues Floridées les plus évoluées. C'est un thalle cladomien qui comporte, en principe, un axe segmenté garni de rameaux latéraux (pleuridies) qui portent les organes sexuels. Il est fixé au tégument de l'hôte par un réceptacle basal, parfois pourvu de rhizoïdes. Chez certaines espèces, tel *Stichomyces capensis*, l'axe, relativement long, porte une paire d'appendices par segment ; le rameau inférieur est femelle, les suivants mâles, les derniers stériles ; les formes les plus simples, tel *Stigmatomyces baeri*, qui vit sur la mouche domestique, ont un thalle réduit à deux cellules, l'une fixée à l'hôte, l'autre portant un rameau femelle et un rameau mâle.

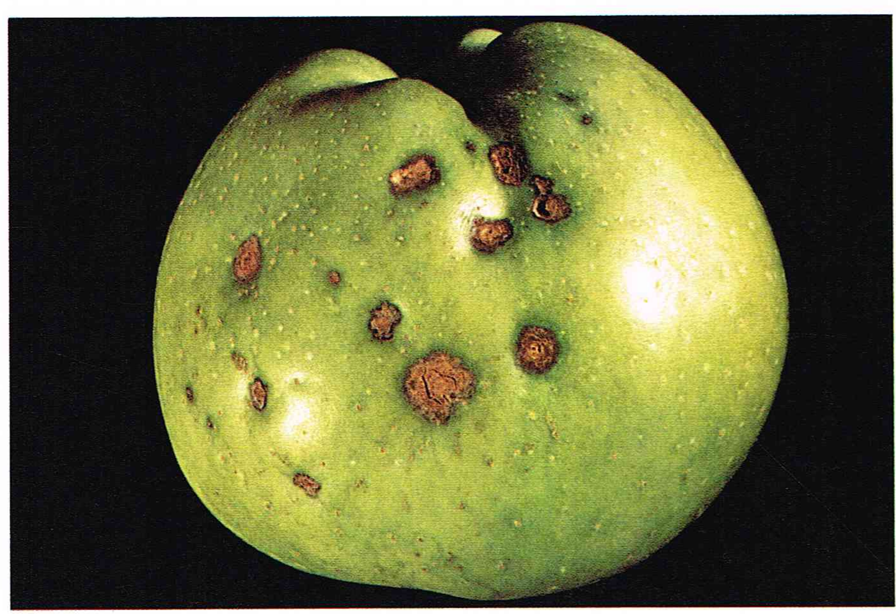
L'organe femelle, renflé, contient un ascogone généralement surmonté d'un trichogyne ; les organes mâles sont des rameaux septés transversalement, simples ou fourchus, garnis, au niveau des cloisons, de phialides qui jouent le rôle d'anthéridies et produisent des spermaties (gamètes mâles). L'ascogone est fertilisé par les spermaties que capte le trichogyne ; il émet une hyphe ascogène dicaryotique terminée en crochet dangeardien où s'accomplissent, selon le schéma classique, la caryogamie, puis la méiose, conduisant à la formation de huit ascospores fusoïdes (quatre ascospores bicelullaires chez



▲ *Coupe dans une feuille de poirier parasitée par* Mycosphaerella pyri ; *la fructification du Champignon est une sphère stromatique contenant un bouquet d'asques.*



◄ Guignardia bidwelli *(Pléosporale) est un parasite redoutable de la vigne, responsable du « black-rot ».*



▲ *Taches de tavelure* **à Venturia inaequalis** *sur une pomme.*

▼ *Les taches d'anthracnose, fréquentes sur les gousses de pois, sont dues au Champignon parasite* **Ascochyta pisi.**



Stigmatomyces baeri). L'ascocarpe fixé au thalle, toujours très réduit, contient selon les cas un seul asque ou un bouquet d'asques porté par un petit massif de cellules. Beaucoup de Laboulbéniomycètes sont ainsi monoïques, mais certains genres produisent leurs organes mâles et femelles sur des individus distincts. Comme dans les autres groupes d'Ascomycètes, les anthéridies peuvent faire défaut ou produire des spermaties non fonctionnelles. Enfin certaines espèces *(Amorphomyces)* sont sans doute hétérothalliques.

Les Laboulbéniales sont représentées par environ cent vingt-cinq genres (mille cinq cents espèces) répartis en trois familles. Les *Cératomycétacées* vivent surtout sur des Coléoptères aquatiques; le genre *Ceratomyces* est presque exclusivement américain. Les *Laboulbéniacées* sont représentées par des genres cosmopolites et très vastes : *Laboulbenia* (quatre cents espèces), *Stigmatomyces* (une centaine d'espèces) et d'autres de répartition plus restreinte (*Rhizomyces,* africain). Les *Peyritschiellacées* comportent de nombreux genres *(Rickia, Stichomyces...)*, pour la plupart tropicaux.

Le mode de vie particulier des Laboulbéniales, strictement inféodées aux téguments des Arthropodes, met en jeu des mécanismes d'adaptation originaux, qui se traduisent en particulier par une localisation très limitée du Champignon sur l'Insecte qui le véhicule. Ainsi, le *Stigmatomyces baeri* qui se manifeste par un revêtement grisâtre sur la mouche domestique est implanté sur la partie antérieure, tête et thorax, des individus femelles, mais sur les pattes s'il s'agit de mouches mâles; cette disposition est favorable à la transmission du Champignon d'Insecte à Insecte lors de l'accouplement.

BASIDIOMYCOTINÉS

Le groupe des Basidiomycètes *sensu lato* renferme à peu près tous les organismes que l'on désigne communément sous le nom de « Champignons », et plus particulièrement les Champignons à chapeau, agarics et bolets, parmi lesquels les amateurs recherchent les espèces comestibles; mais aussi les clavaires, les chanterelles, les vesses-de-loup et les Champignons des arbres et du bois, ou polypores; au moins six mille espèces, pour la plupart de taille appréciable, qui offrent une grande diversité de formes, de couleurs et de structures. Beaucoup sont des saprophytes, qui concourent activement à la décomposition des déchets organiques : feuilles, bois, fumier; leur mycélium entre fréquemment en association symbiotique (mycorrhizes) avec les racines de multiples Végétaux; plus rarement, il se comporte en parasite sévère, comme c'est le cas pour l'armillaire. Certains sont les principaux agents de la destruction des arbres sur pied ou des bois d'œuvre (mérule). A ces Champignons macroscopiques, il faut joindre un nombre presque aussi important d'espèces microscopiques appartenant à deux groupes de pathogènes des Végétaux supérieurs, les rouilles et les charbons.

Tous ces organismes ont en commun la présence d'une *baside* émettant des *basidiospores* exogènes, au terme de la reproduction sexuée. A la différence des Ascomycètes typiques, les Basidiomycètes sont dépourvus d'organes sexuels différenciés. L'appariement des noyaux sexuels résulte soit de la fertilisation d'un filament mycélien par une cellule libre, spermatie ou oïdie, soit de la simple conjugaison de deux cellules indifférenciées appartenant à deux thalles compatibles ou à un même mycélium. Comme chez les Ascomycètes, la fusion nucléaire ne suit pas immédiatement la plasmogamie; elle est précédée par un stade à *dicaryons* où les deux noyaux complémentaires continuent à se diviser simultanément en restant appariés. Alors que, dans les formes ascosporées, le stade dicaryotique est limité à l'hyphe ascogène, il édifie chez les Basidiomycètes un *mycélium secondaire* dont la vie végétative peut se prolonger pendant un temps appréciable avant la production des carpophores; fréquemment, le mycélium secondaire est pourvu, au niveau des cloisons, de *boucles,* ou anses d'anastomose, qui assurent la répartition des noyaux par paires conjuguées dans chaque cellule du thalle. Le mycélium secondaire, comme le mycélium primaire, est susceptible de se reproduire végétativement au moyen de conidies mais, sauf chez les rouilles et certains charbons, ces formes imparfaites ne sont pas fréquentes ni vraiment caractéristiques.

Quatre-vingt-dix pour cent environ des Basidiomycètes sont hétérothalliques. Chez des espèces telles que *Coprinus comatus* ou *Piptoporus betulinus,* les mycéliums sont de deux types sexuels seulement; l'hétérothallisme est alors *bipolaire.* Dans d'autres cas *(Coprinus cinereus, Schizophyllum commune),* il est *tétrapolaire;* il existe quatre sortes de mycéliums (AB, Ab, aB, ab), et la conjugaison n'est possible qu'entre éléments ayant des formules complémentaires : (AB) et (ab), (aB) et (Ab); ainsi, selon les lois de Mendel, un quart seulement des croisements entre mycéliums d'origine monospore provenant d'un même basidiocarpe sont fertiles.

Le *développement de la baside* s'effectue selon le même processus que celui de l'asque, à partir d'une cellule à dicaryon. La jeune baside, d'abord pourvue de deux noyaux haploïdes complémentaires, est le siège de la caryogamie, puis de la méiose; en principe, il n'y a pas de mitose supplémentaire, et la baside engendre seulement quatre basidiospores : chaque noyau migre dans un petit prolongement de la cellule mère, dont l'extrémité se renfle en vésicule. Les basidiospores mûres sont ainsi portées à l'extérieur de la baside par un stérigmate plus ou moins long, conique ou filiforme, droit ou courbé.

La baside typique, ou eubaside, ou *homobaside,* caractéristique des *Homobasidiomycètes* (qui groupent les principaux ordres de Basidiomycètes macroscopiques), est une cellule non septée, cylindrique ou en massue, qui porte les quatre basidiospores groupées à son sommet sur des stérigmates généralement courts. Les *Hétérobasidiomycètes* produisent des basides dont la disposition s'écarte plus ou moins nettement de ce schéma fondamental. Ainsi les *Dacrymyces* et les calocères ont des basides longues et étroites, bifides au sommet; elles ne portent que deux basidiospores sur de longs stérigmates. Chez les trémelles, la baside mûre est divisée longitudinalement par deux cloisons en croix, et comporte donc quatre cellules pourvues chacune d'une basidiospore; chez les auriculaires, la septation est transversale.

Dans tous ces types de basides, la structure définitive, qu'elle soit uni- ou pluricellulaire, provient directement de l'évolution de la cellule mère, qui passe successivement par les stades de la *probaside* (où les deux noyaux fusionnent) et de la *métabaside* (où se produit la méiose). Chez les Urédinales (rouilles) et les Ustilaginales (charbons), la probaside est une cellule dormante à paroi épaisse (téliospore ou spore charbonneuse), qui germe en produisant un filament mycélien, ou *promycélium* simple, ou le plus souvent septé transversalement, où s'effectue la méiose; le promycélium (qui fonctionne donc comme métabaside) porte ensuite les basidiospores, sessiles ou sur des stérigmates.

H. Chaumeton - Jacana

Les caractères de la baside fondent la division classique des Basidiomycètes en Hétérobasidiés et Homobasidiés. Les Hétérobasidiomycètes comprennent à la fois des formes à probaside et métabaside dissociées (Ustilaginales et Urédinales), des formes à baside cloisonnée ou phragmobaside (Auriculariales et Trémellales), et des formes à hétérobaside non septée (Tulasnellales et Dacrymycétales, rassemblées parfois sous le nom de Protoclavariales). Les Homobasidiomycètes constituent un groupe homogène quant à la nature de la baside; mais une coupure fondamentale est introduite par le mode de développement et la disposition du carpophore. Chez les *Hyménomycètes,* celui-ci est largement ouvert, au moins au terme de son développement (qui est gymnocarpique ou semi-angiocarpique), exposant librement les basides stratifiées en hyménium (Agaricales, Astérosporales, Bolétales, Aphyllophorales) ; à maturité, les basidiospores sont projetées violemment, fonctionnant comme des *ballistospores.* Chez les *Gastéromycètes,* le développement est angiocarpique; l'hyménium reste enfermé dans le basidiocarpe, et les spores sont dispersées passivement (Gastérales, Phallales).

Ce schéma de classification reste actuellement valable dans son principe, et les spécialistes s'accordent sur la délimitation des ordres les plus caractéristiques. Mais certains auteurs proposent une hiérarchie des critères un peu différente. Les Urédinales et les Ustilaginales, par les caractères originaux de l'élément sporogène et par l'absence de basidiocarpe proprement dit, comme par les particularités de leur cycle biologique, méritent d'être groupées dans une classe autonome, celle des *Hémibasidiomycètes* (ou Téliomycètes). De même, par analogie avec les bases de la classification des Ascomycotinés (où la nature du sporocarpe délimite les classes), les Gastéromycètes (Gastérales, Phallales et ordres affines), à hyménium enfermé dans un conceptacle, sont élevés au rang de classe. Les Hyménomycètes, de conception large, accueillent toutes les formes à hyménium libre; il faut alors y distinguer deux sous-classes, selon que les basides sont cloisonnées (phragmobasides) ou entières (holobasides). Aux *Phragmobasidiomycétidés* appartiennent les Trémellales et les Auriculariales; quant aux Dacrymycétales et Tulasnellales, à basides hétérotypiques, mais entières, elles rejoignent les Hyménomycètes *sensu stricto,* homobasidiés, dans la sous-classe des *Holobasidiomycétidés.*

HÉMIBASIDIOMYCÈTES

On groupe sous cette dénomination deux ordres de Champignons parasites des Végétaux, les *Urédinales* (rouilles) et les *Ustilaginales* (charbons), dont un bon

▲ *Un Basidiomycète « à lamelles », l'armillaire couleur de miel* (**Armillariella mellea**), *qui pousse en touffes denses sur les souches.*

▼ *Les Basidiomycètes à hyménium tubulé sont illustrés ici par le bolet* **Boletus aereus** *var.* **pinicola.**

Archives I.G.D.A.





Atlas photo

nombre sont des agents pathogènes redoutables pour les plantes de grande culture. Ils diffèrent des autres Basidiomycètes par l'absence de sporocarpe organisé; les basides sont produites à la manière d'un tube germinatif *(promycélium)* par une cellule spécialisée, à parois épaisses, qualifiée de *téleutospore* (ou téliospore) chez les rouilles, de *chlamydospore* (ou spore charbonneuse, ou ustilagospore) chez les charbons. Chez les Urédinales, la baside, septée transversalement, porte des basides typiques (généralement deux ou quatre) sur des stérigmates. Chez les Ustilaginales, la baside, entière ou septée, produit des spores sessiles (sporidies) en nombre indéterminé, parfois bourgeonnantes.

Les rouilles et les charbons diffèrent dans le déroulement de leurs cycles biologiques, et il n'est pas certain que les deux ordres soient étroitement apparentés.

Urédinales

On recense environ cinq mille espèces de rouilles (cent vingt-cinq genres), inféodées aux Phanérogames et Fougères. Ce sont des parasites stricts (quoique l'on ait récemment obtenu en laboratoire le développement de *Puccinia graminis* et de *Gymnosporangium juniperi-virginiana*); ils sont généralement localisés aux parties aériennes de la plante hôte; leur mycélium chemine entre les cellules où il envoie des suçoirs ou haustories. Certaines rouilles sont étroitement spécifiques, alors que d'autres parasitent une large gamme de Végétaux. Le cycle de développement des rouilles est complexe; il comporte en principe cinq stades successifs (conventionnellement numérotés de 0 à IV) et cinq sortes de spores. Le cycle complet caractérise les rouilles *macrocycliques;* si un stade fait constamment défaut, ou plusieurs, l'espèce est dite *microcyclique*. Une autre particularité biologique des Urédinales est que l'accomplissement de leur cycle peut nécessiter la présence de deux hôtes différents, généralement sans affinités systématiques; l'un accueille les stades 0 et I, gamétophytiques, l'autre les stades suivants, sporophytiques. A ces rouilles *hétéroïques* (ou hétéroxènes) on oppose les espèces *autoïques* (ou autoxènes) qui ne connaissent qu'un seul hôte.

Le cycle complet des rouilles macrocycliques hétéroïques est illustré par *Puccinia graminis,* agent de la rouille noire des tiges de Graminées, en particulier le blé, dont l'hôte alternatif est l'épine-vinette *(Berberis);* cette espèce est, en outre, hétérothallique.

La germination d'une basidiospore (provenant du blé) se manifeste au printemps à la surface d'une feuille de *Berberis* par une tache d'infection produite par le mycélium haploïde qui envahit l'épiderme. Il y forme des conceptacles (*pycnies* ou spermogonies) comparables aux fructifications des Sphæropsidales et produisant des *pycniospores* ou spermaties; c'est le *stade 0.* Les spermogonies sont accompagnées d'hyphes flexueuses, ou filaments récepteurs, en relation avec un massif de cellules logé dans le mésophylle, ou *proécie*. Les filaments récepteurs d'une spermogonie captent les spermaties d'un thalle de sexualité complémentaire, qui cheminent jusqu'à la proécie où les noyaux s'apparient en dicaryons.

Le *stade I,* à dicaryons, est caractérisé par les *écidies* groupées à la face inférieure de la feuille d'épine-vinette. Elles ont l'aspect de petites coupes limitées par un péridium fibreux, blanchâtre, et contiennent des files dressées de spores jaune-orangé; les *éciospores* unicellulaires, libérées à maturité, fonctionnent comme des conidiospores dicaryotiques. Incapables de germer sur l'épine-vinette, elles induisent sur les feuilles ou les tiges du blé le *stade II* à *urédies* et *urédiospores*. Comme chez l'épine-vinette, le mycélium parasite végète entre les cellules de l'hôte, qu'il pénètre au moyen de suçoirs. L'infection se manifeste sur le blé encore vert par des pustules allongées, érumpentes, tapissées de spores pédicellées, jaune d'or, unicellulaires et pourvues de pores germinatifs. Les urédiospores, toujours dicaryotiques, sont des spores de répétition qui, entraînées par le vent, propagent la maladie; en germant, elles engendrent en effet un mycélium binucléé et une nouvelle génération d'urédies. C'est une seconde forme conidienne, assurant la reproduction végétative du mycélium à dicaryons.

Le *stade III* apparaît vers la fin de l'été; aux urédies de teinte vive (rouille orangée) se substituent progressi-

vement des *télies* à *téliospores* (ou *téleutospores*) brunes (« rouille noire »). Les téleutospores de la rouille du blé sont pédicellées, bicellulaires, à parois épaisses et fortement pigmentées. Chaque cellule est d'abord pourvue de deux noyaux qui, au terme du développement, fusionnent pour former un noyau diploïde ; elle se comporte donc comme une *probaside*.

Grâce à sa paroi résistante, la téliospore hiverne sur les chaumes, et ne germe qu'au printemps suivant *(stade IV)*. Chaque cellule de la spore émet un filament mycélien où le noyau diploïde subit la méiose ; ce *promycélium* (qui correspond à la métabaside) se divise par des cloisons transversales en quatre cellules uninucléées haploïdes. Chacune produit, sur un court stérigmate, une *basidiospore* qui, éjectée brutalement (« ballistospore »), peut rencontrer une feuille de *Berberis* où elle induit un nouveau cycle.

Le cycle réduit des Urédinales microcycliques offre de multiples combinaisons. Chez les *Gymnosporangium* (hétéroïques) ou chez *Xenodocus carbonarius* (autoïque, sur la pimprenelle), les urédiospores font défaut. Les *Endophyllum* ne produisent ni urédiospores, ni téliospores ; la fusion des noyaux accompagne la germination des éciospores binucléées, suivie de l'émission d'un promycélium générateur de quatre basidiospores. Les espèces homothalliques sont souvent dépourvues de pycnies ; les noyaux appariés de la dicaryophase appartiennent à deux cellules quelconques d'un même thalle haploïde. Chez *Puccinia malvacearum*, qui parasite les mauves et les roses trémières, le cycle est réduit à l'extrême ; on ne connaît dans ce cas ni éciospores, ni urédiospores ; aussitôt après la dicaryotisation, le mycélium produit des télies et des téliospores.

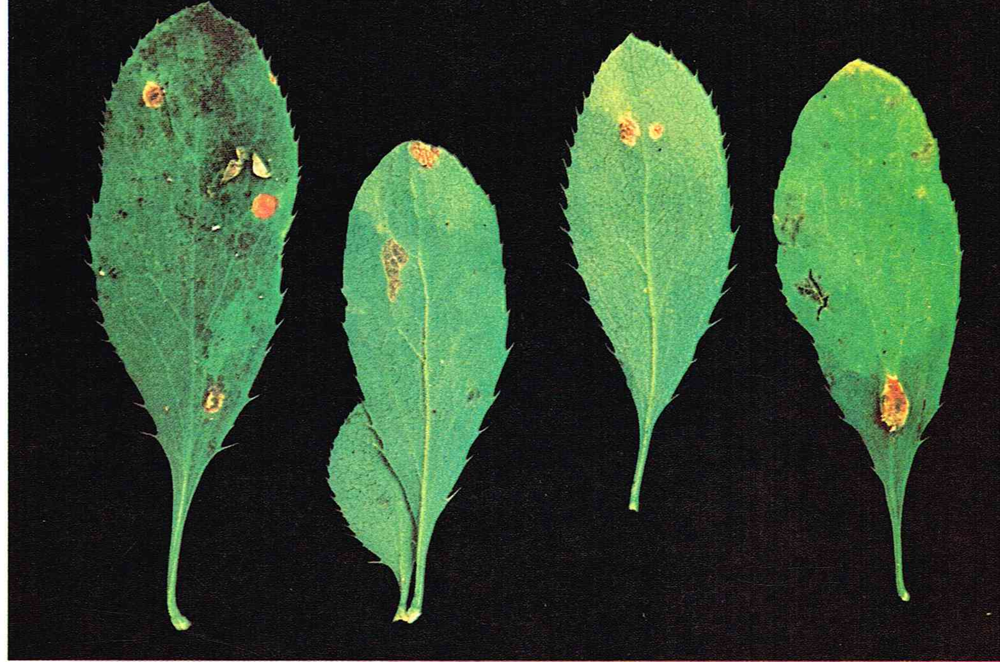
La classification des Urédinales en familles et la distinction des genres sont surtout fondées sur les caractères des télies et des téliospores, qui sont extrêmement diversifiés. Les *Pucciniacées* ont des téleutospores pédicellées. Elles sont bicellulaires dans le vaste genre *Puccinia*, qui comporte plusieurs milliers d'espèces hétéroïques ou autoïques, macro- ou microcycliques, parasites de multiples Angiospermes. Certaines provoquent chez les Céréales des affections souvent graves : rouille de l'orge (*P. hordei*, écies sur l'ornithogale), rouille couronnée de l'avoine (*P. coronata*, écies sur la bourdaine), rouille noire du blé *(P. graminis)*, etc. Les *Uromyces* ne s'en distinguent que par les téleutospores unicellulaires ; *U. dactylidis*, parasite de Graminées fourragères, produit ses éciospores sur les renoncules. On rencontre sur les Rosacées des *Triphragmium* (*T. ulmariae*, écies « urédinoïdes », à spores de répétition, sur la reine-des-prés) et des *Phragmidium*, à téliospores pluriseptées ; *P. violaceum* se manifeste sur les feuilles des ronces et des framboisiers par des macules pourpres. Les téliospores bicellulaires, à longs pédicelles, des *Gymnosporangium* sont produites dans des télies gélatineuses, dressées, qui ressemblent à de petites clavaires ; elles affectent les rameaux des genévriers, qui réagissent à la présence du parasite par une hypertrophie de leurs tissus ; les écies de type *Roestelia* (en cornes à paroi dilacérée) caractérisent les « rouilles grillagées » des Pomacées, tels les poiriers *(Gymnosporangium sabinae)*, les sorbiers *(G. juniperinum)*, etc.

Chez les *Mélampsoracées*, les téliospores unicellulaires sessiles, serrées les unes contre les autres, forment une croûte sous-épidermique ; les écies dépourvues de péridium, de type *Caeoma*, sont fréquemment parasites de Conifères. *Melampsora pinitorqua* est l'agent de la « rouille tordeuse » des pins ; *Melampsorella caryophyllacearum* (télies sur les céraistes et stellaires) provoque chez le sapin la formation de « balais de sorcières ».

Les *Coléosporiacées*, proches des précédentes, sont maintenant rapportées à une seule espèce, *Coleosporium senecionis*, qui est remarquable par l'absence de téliospores ; leurs télies, fréquentes sur les feuilles de tussilage et les séneçons, engendrent directement des phragmobasides : les écies, de type *Peridermium*, parasitent les aiguilles des pins.

Ustilaginales

Les Ustilaginales (une cinquantaine de genres, huit cent cinquante espèces) sont, comme les Urédinales, des endophytes parasites de plantes à fleurs, à l'exception



Bourgeois

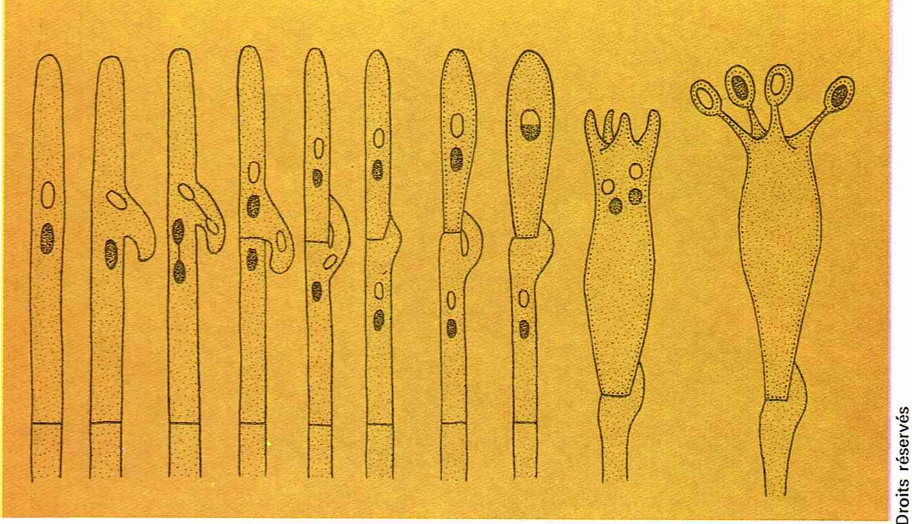


Droits réservés



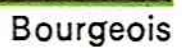
P. Starosta - Atlas photo

◀ *Page ci-contre :* Coriolus versicolor, *qui étale ses chapeaux en éventails délicatement zonés sur un tronc moussu, appartient au groupe des polypores.* ▲ Aecidium berberidis. *Ces petites taches jaune d'or sur les feuilles d'épine-vinette sont les écidies (stade I) de la rouille du blé,* Puccinia graminis *(en haut). Le stade II (urédies) de* Puccinia graminis *se développe au début de l'été en stries orangées sur les tiges de blé. Un aspect caractéristique du « charbon » du maïs. L'épi est entièrement transformé en une masse noire irrégulière de spores d'*Ustilago maydis. ▼ *Schéma de développement d'une baside avec ses quatre basidiospores, sur le mycélium secondaire dicaryotique d'un Basidiomycète.*



Droits réservés




Bourgeois


Droits réservés

▲ *Les* **Cronartium** *sont des rouilles hétéroïques dont les écidies sont inféodées aux pins ; ici,* **C. flaccidum** *parasite le pin sylvestre.*

▶ *Les télies de* **Gymnosporangium clavariaeforme**, *qu'on observe sur les rameaux de genévrier, ressemblent à de petites clavaires rose saumon.*

de deux espèces de *Melanotaenium,* sur sélaginelles. Les Cypéracées et surtout les Graminées semblent leurs hôtes préférentiels, et c'est comme parasites des céréales qu'ils sont surtout importants. Le mycélium hyalin intercellulaire (ou intracellulaire, chez *Ustilago maydis*), à segments uni- ou plurinucléés, peut envahir tout l'hôte ou rester localisé au voisinage des points d'infection ; mais les symptômes de la maladie se manifestent particulièrement au niveau des inflorescences (ovaires et anthères), plus rarement des feuilles (genre *Entyloma*) ou des tiges de l'hôte ; seules les espèces du genre *Entorrhiza* parasitent les racines des joncs et des carex. Les organes atteints sont envahis, à maturité, par des amas pulvérulents de « spores charbonneuses », noires.

Le *cycle de développement* des Ustilaginales est moins complexe que celui des Urédinales. La spore charbonneuse, homologue de la téliospore, unicellulaire, possède à maturité un noyau diploïde et germe en produisant un *promycélium.* Chez les *Ustilaginacées* (genres *Ustilago, Sorosporium, Sphacelotheca*), le promycélium se cloisonne transversalement en quatre cellules à noyau haploïde, comme chez les Urédinales ; chacune produit, en principe, une basidiospore sessile ou *sporidie.* Mais le plus souvent, par le jeu de mitoses successives, chaque cellule du promycélium forme de nombreuses spores qui, elles-mêmes, sont capables de bourgeonner ; elles engendrent ainsi un thalle levuroïde, haploïde, qui végète à la surface de la plante hôte. C'est sous cette forme saprophytique que l'on peut cultiver les Ustilaginacées sur milieu artificiel, au laboratoire. Par contre, les spores ou le mycélium haploïdes sont inaptes à la vie parasitaire ; l'infection d'un nouvel hôte est précédée par la conjugaison de deux sporidies, ou d'une sporidie et d'une cellule du promycélium, ou de deux cellules d'un même promycélium, ou plus rarement de deux promycéliums différents. C'est le mycélium dicaryotique résultant de cette conjugaison qui pénètre dans un nouvel hôte et induit la phase parasitaire. On notera que ce cycle de développement est comparable à celui des Taphrinales.

Chez les *Tilletiacées (Tilletia, Urocystis, Entyloma),* le mode de germination de la spore charbonneuse est sensiblement différent. Les spores haploïdes *(sporidies primaires)* sont produites en couronne à l'extrémité d'un promycélium non septé (ou uniseptè), au nombre de huit ou de seize. Elles se conjuguent deux à deux, le noyau de l'une passant dans l'autre au moyen d'un court tube de conjugaison ; chaque paire de sporidies primaires émet alors un seul stérigmate latéral portant une *sporidie secondaire,* binucléée, qui est projetée violemment à la manière d'une ballistospore. On interprète cette sporidie secondaire comme la basidiospore (quoique dicaryotique) et les sporidies primaires comme des stérigmates hautement différenciés.

A l'intérieur de ces deux familles, les genres d'Ustilaginales se distinguent par l'ornementation et le mode de groupement des spores charbonneuses : spores séparées, dans un amas poudreux ou *sore (Ustilago, Tilletia),* ou associées par paires (*Schroeteria,* sur les véroniques), ou en plus grand nombre (*Thecaphora,* sur Légumineuses, *Polyposporium,* sur le maïs et le sorgho, *Sorosporium*), ou entourées d'une couche de cellules stériles *(Urocystis) ;* chez les *Cintractia,* le sore tout entier forme une masse solide à la base des inflorescences de Joncacées et de Cypéracées.

Les genres *Ustilago* (trois cents espèces) et *Tilletia* sont très importants comme agents des charbons et caries des céréales. *Ustilago maydis* attaque les divers organes du maïs, tiges ou épis, et se manifeste par de grosses tumeurs remplies de spores charbonneuses. La plupart des espèces propres aux Graminées attaquent électivement les ovaires des fleurs et, dans l'épi mûr, les grains sont remplacés par la masse des spores. Dans les « charbons nus », provoqués chez l'orge et le blé par *U. nuda* (= *U. tritici*) et chez l'avoine par *U. avenae,* l'ensemble des tissus est détruit et les spores librement exposées sont transportées par le vent sur d'autres fleurs. Chez ces mêmes céréales, *U. hordei* et *U. levis* respectent les enveloppes des grains ; la maladie est qualifiée de « charbon couvert ». Enfin, dans la « carie » du blé causée par *Tilletia caries,* les spores charbonneuses restent enfermées dans le péricarpe du grain, apparemment peu altéré, et ne sont libérées que lorsque le grain est écrasé ; dans ce cas, l'infection apparaît précocement dans les jeunes pousses issues de semences souillées, et le Champignon accompagne la plante hôte dans tout son développement pour se manifester seulement à l'épiaison.

U. violacea a, sur les Caryophyllacées qu'il parasite, des effets biologiques remarquables. Ce charbon est

Page ci-contre : ▶ *La trémelle mésentérique,* **Tremella mesenterica**, *commune sur les branches mortes, est remarquable par ses réceptacles gélatineux, contournés, d'un beau jaune-orangé.*

normalement localisé aux étamines; lorsqu'il infecte les fleurs femelles d'espèces dioïques *(Lychnis dioica, Silena alba)*, leurs pistils avortent plus ou moins complètement (castration parasitaire); en outre, elles produisent des anthères où le Champignon fructifie. Ce phénomène d'hermaphrodisme induit n'a pas encore reçu d'explication satisfaisante.

HYMÉNOMYCÈTES

Cette classe extrêmement vaste inclut tous les Champignons porteurs de basides, à l'exception des deux ordres parasites déjà traités (Hémibasidiomycètes), où la baside est portée par une cellule libre qui est à la fois un élément sporogène (probaside) et une spore de conservation et de dissémination, et certains Gastéromycètes à sporocarpe clos.

Le seul caractère commun à tous ces Champignons est la disposition des basides en une strate palissadique constituant l'*hyménium*, librement exposé au moins au terme de son développement. Chez les formes les moins élaborées (tomentelles), l'hyménium est porté directement par le mycélium végétatif; plus souvent, il tapisse tout ou partie d'un basidiocarpe plus ou moins différencié : simple lame gélatineuse des trémelles, ou carpophore complexe, à pied et chapeau garni de lamelles ou de tubes, des agarics et des bolets.

Très diversifié quant à la morphologie de la fructification, cet ensemble l'est aussi en ce qui concerne la structure de l'élément fondamental, la baside. On a coutume de réduire le terme d'Hyménomycètes aux formes homobasidiées, à baside typique, s'opposant aux hétérobasidiées, à baside atypique. Une coupure plus récemment proposée répartit en deux sous-classes les formes à basides cloisonnées (Phragmobasidiomycétidés) et les formes à baside entière, qu'elles soient typiques ou non (Holobasidiomycétidés).

Quant à nous, nous envisagerons pour plus de précisions successivement les principaux ordres d'Hyménomycètes phragmobasidiés, puis les holobasidiés à hétérobaside et les holobasidiés à homobaside, ou Hyménomycètes proprement dits.

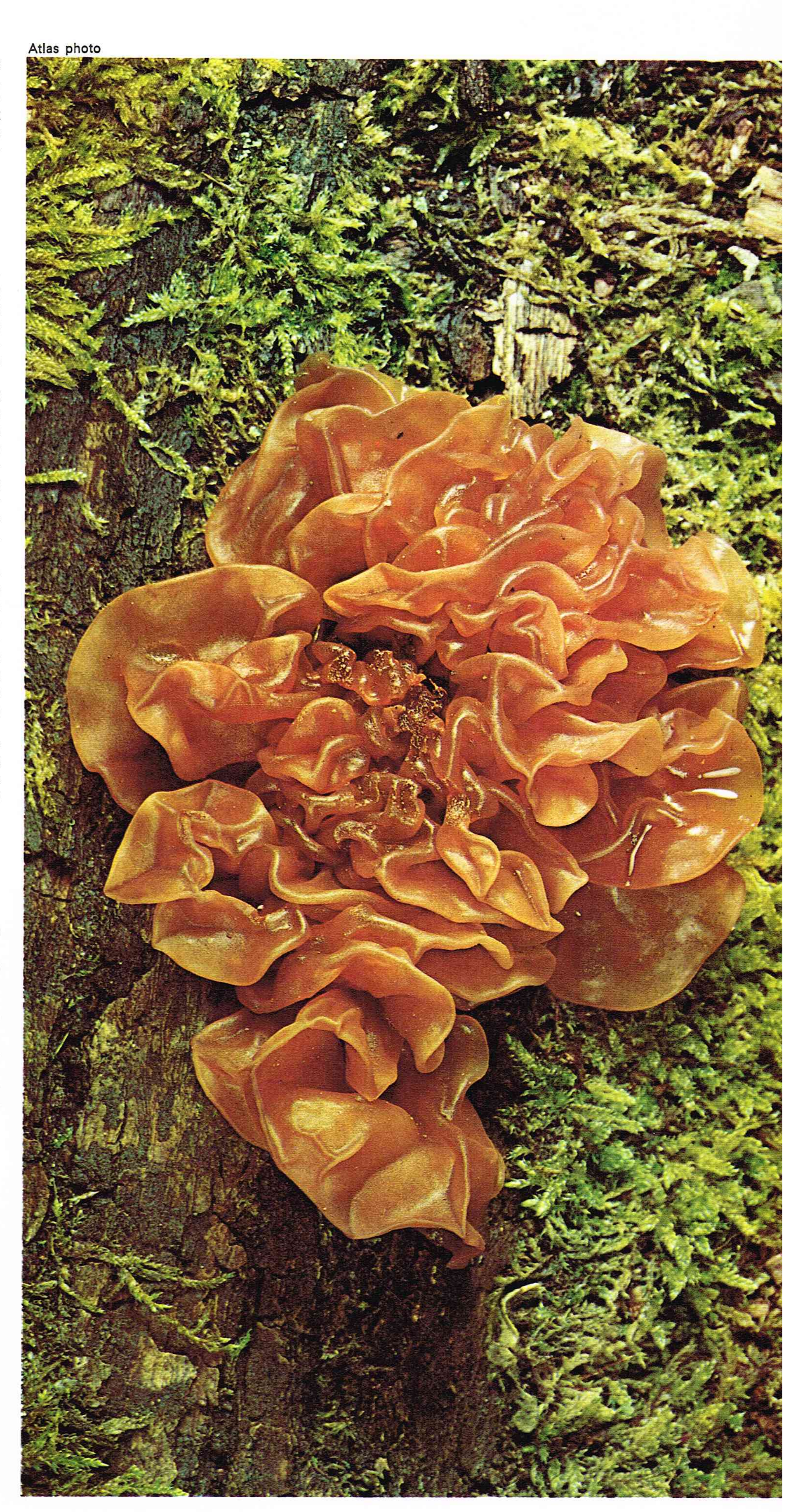
HYMÉNOMYCÈTES PHRAGMOBASIDIÉS

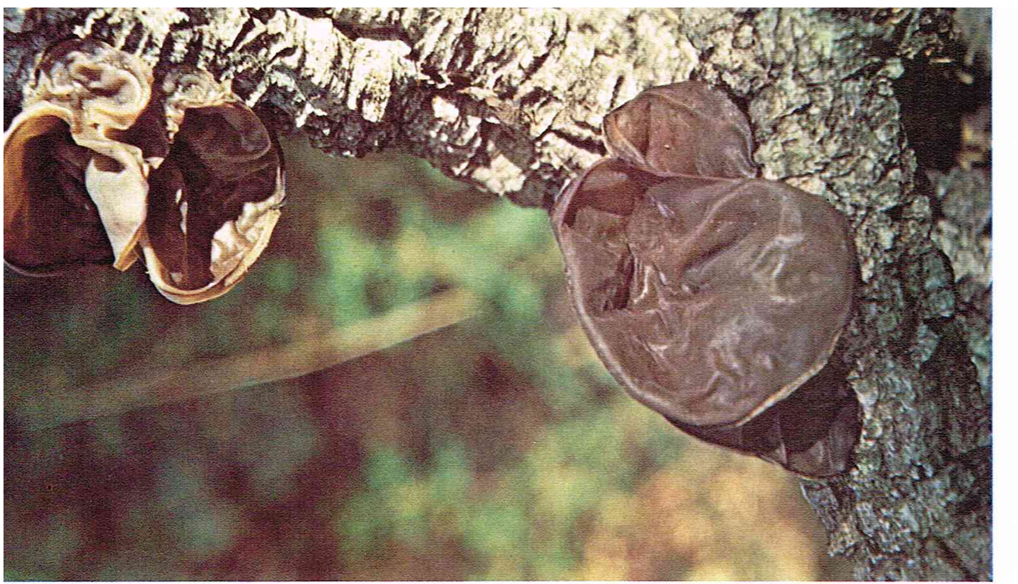
Ce groupe est défini par l'existence de cloisons primaires qui divisent la baside, transversalement chez les *Auriculariales*, longitudinalement chez les *Trémellales*. Leurs basidiospores germent le plus souvent par répétition (en produisant une deuxième spore, ou ballistospore, projetée brusquement) ou par bourgeonnement; ce caractère leur est commun avec les autres groupes d'hétérobasidiés, les Ustilaginales, d'une part, et les holobasidiés les moins évolués *(Dacrymycétales)*, d'autre part. Enfin, leurs fructifications sont généralement de consistance gélatineuse (auriculaires, trémelles), ou à peine distinctes du thalle végétatif *(Septobasidium)*.

Auriculariales

Comme chez les Urédinales, on trouve chez les auriculaires une basidiospore cylindrique septée transversalement, à quatre segments égaux pourvus chacun d'un long stérigmate portant une baside réniforme; dans des conditions favorables d'humidité, ces spores bourgeonnent, donnant de petites conidies falciformes. Les basides sont disposées en strate palissadique au revers d'un réceptacle de consistance gélatineuse (coriace à l'état sec), en forme de coupe lobée et plissée, à surface velue, fixée au support (bois morts ou âgés) par un pied très court. *Auricularia auricula-Judae* (l'oreille de Judas), qui pousse de préférence sur les vieux sureaux, et *A. mesenterica* (= *A. tremelloides*) sont les deux espèces européennes du genre *Auricularia*. En Extrême-Orient, on cultive sur des piquets de chêne *A. polytrica*; en mélange avec l'oreille de Judas et d'autres espèces asiatiques, elle entre dans la composition de la cuisine chinoise sous le nom de « Champignon noir ».

Atlas photo





M.-C. Robert - Jacana



H. Chaumeton - Jacana

▲ *Sur les vieux troncs de sureaux, on peut récolter l'oreille de Judas (en haut),* **Auricularia auricula-Judae**; *c'est un comestible, surtout apprécié dans la cuisine chinoise.* **Tremellodon gelatinosum** *(en bas) ressemble à un hydne de consistance molle; c'est pourtant un Hétérobasidié, proche de l'auriculaire.*

Phleogena faginea est une espèce de très petite taille qu'on pourrait confondre avec un Myxomycète par son carpophore en forme de petite sphère pédicellée renfermant un « capillitium »; mais celui-ci est constitué de filaments basidiogènes, comparables aux basides des auriculaires.

On rattache également aux Auriculariales le genre *Helicobasidium*, dont le basidiocarpe est réduit à un stroma plectenchymateux; la forme imparfaite d'*H. purpureum* est le *Rhizoctonia crocorum*, qui provoque la pourriture violette des racines de nombreuses plantes tropicales et des tubercules de pomme de terre.

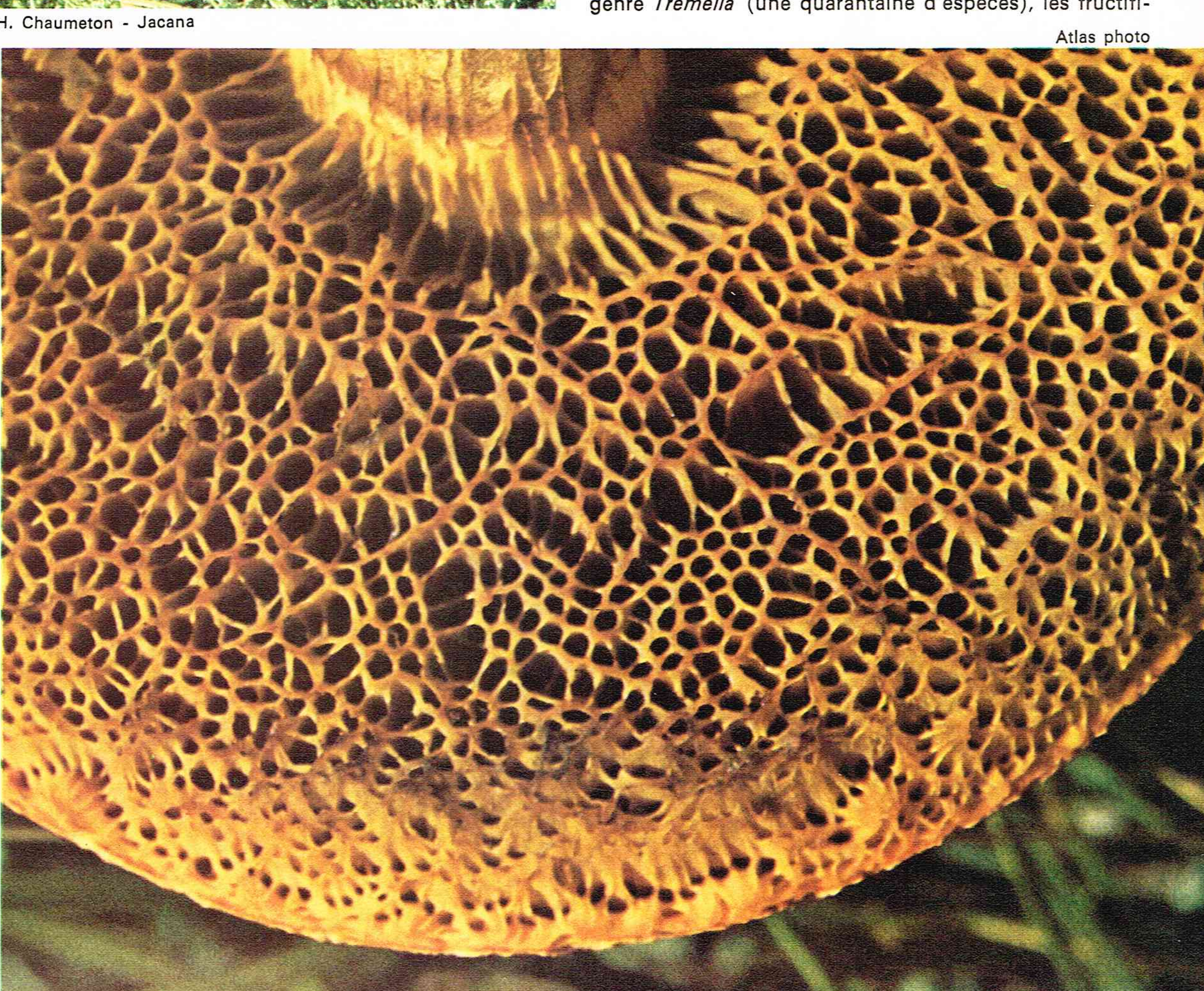
Septobasidiales

Parfois rapportées aux Auriculariales (famille des *Septobasidiacées*), elles en diffèrent par leurs basidiocarpes non gélatineux et par les relations complexes qu'elles établissent avec des Insectes (coccides). Les *Septobasidium*, surtout répandus dans la zone intertropicale, forment sur les rameaux de divers arbres et arbustes des thalles crustacés, de structure filamenteuse, creusés de galeries où vivent des cochenilles. Les filaments du Champignon parasitent les Insectes, qui, en revanche, y trouvent un abri, de sorte que s'établit un équilibre, à la limite du parasitisme et de la symbiose. L'hyménium des *Septobasidium*, superficiel et mêlé aux filaments végétatifs, comporte des basides cylindriques cloisonnées, issues directement du mycélium, ou d'une probaside à paroi plus ou moins épaissie. Chez les *Uredinella*, la probaside est constante et on peut la comparer à la téleutospore des Urédinales.

Trémellales

Les trémelles et genres affines (deux cents espèces) sont des Champignons saprophytes, lignicoles ou humicoles, qui présentent des basidiocarpes le plus souvent gélatineux, blancs ou de teinte vive, à surface hyméniale fréquemment plissée, veinée ou hérissée d'aiguillons. La baside subglobuleuse est divisée en croix par des cloisons longitudinales. Chacune des quatre cellules est prolongée par un stérigmate dressé, parfois très long (épibaside); les basidiospores peuvent germer par répétition, par bourgeonnement ou par un tube germinatif. Dans le genre *Tremella* (une quarantaine d'espèces), les fructifi-

Atlas photo



▶ *Le bolet à pied creux,* **Boletus cavipes**, *est une espèce montagnarde liée aux mélèzes. Vu par-dessous, le chapeau montre bien la structure tubulée de l'hyménium.*

cations molles, gélatineuses, plissées, contournées ou plus rarement foliacées *(T. foliacea)*, toujours riches en pigments, portent l'hyménium sur leurs deux faces. Capables de résister à la dessiccation et à des températures très basses, elles s'accommodent de tous les climats. On rencontre *T. mesenterica*, à réceptacles jaune d'or ou orangés, cérébriformes, sur les bois morts de diverses essences; *T. frondosa*, rose chair ou brunâtre, est inféodée au hêtre et au chêne. *Pseudohydnum (= Tremellodon) gelatinosum* forme sur les vieilles souches de Conifères, où il est très commun, des réceptacles gélatineux blanc sale, portés sur un pied court, excentrique; l'hyménium est localisé à la face inférieure, hérissée de courts aiguillons. *Excidia glandulosa* applique sur les branches mortes du tilleul et d'autres arbres de petites masses subglobuleuses noirâtres, irrégulières ou en boutons, de consistance élastique. Les thalles minces, céracés ou plus ou moins coriaces de *Sebacinia incrustans* enrobent étroitement les brins d'herbe ou les ramilles, sur le sol. Par contre, *Guepinia helvelloides (= G. rufa)*, commun en montagne sous les Conifères, a des fructifications bien développées. On consomme en salade la guépinie, également nommée gyrocéphale roux, ainsi que le trémellodon gélatineux *(Tremellodon gelatinosum)*, en dépit de sa saveur résineuse.

HYMÉNOMYCÈTES HOLO-HÉTÉROBASIDIÉS

Les Champignons de ce groupe (Protoclavariales *sensu* Heim) montrent des affinités à la fois avec les Trémellales phragmobasidiées et avec les Aphyllophorales homobasidiées, en particulier les clavaires. A l'exception des *Dacrymyces* et des *Calocera*, ces espèces nous sont peu familières; leur intérêt théorique n'est pourtant pas négligeable. Selon les auteurs, on y distingue plusieurs ordres, ou seulement des familles regroupées en Protoclavariales, ou confondues avec les Tulasnellales.

Dacrymycétales

Les Dacrymycétales (ou *Dacrymycétacées*) ont le même habitat et présentent le même faciès que les Trémellales; leurs basidiocarpes sont gélatineux, vivement colorés, lisses ou ridés, apprimés ou érigés. Mais leur baside est entière, profondément échancrée en forme de diapason; la base mince, cylindrique, se prolonge par deux « bras » dressés, s'effilant en stérigmates. Les basidiospores sont divisées à maturité par une ou plusieurs cloisons; chacune de leurs cellules est capable de germer en produisant un tube mycélien ou de petites conidies globuleuses. *Dacrymyces deliquescens* forme sur le bois pourri des coussinets gélatineux orangés, dont certains sont seulement conidiens (le mycélium se découpant en arthrospores), et les autres basidiogènes. Les *Calocera* ressemblent à de petites clavaires jaune vif, mais de consistance gélatineuse; deux espèces sont communes dans nos régions : *C. viscosa*, ramifiée au sommet, sur souches de Conifères, et *C. cornea*, plus petite et simple, propre aux feuillus.

Tulasnellales

Les Tulasnellales (ou *Tulasnellacées*) sont un petit groupe d'espèces à basidiocarpes résupinés, secs ou gélatineux, lignicoles ou parfois fongicoles, remarquables par les caractères de la baside; celle-ci porte en effet à son sommet quatre renflements vésiculeux, prolongés par les stérigmates, et susceptibles de se détacher de la base; la signification de ces organes a fait l'objet de multiples interprétations.

Exobasidiales

Le petit ordre des Exobasidiales est intéressant par ses conditions de vie parasitaire; le Champignon végète surtout dans les feuilles qui réagissent par la formation de galles rouges; il ne produit pas de carpophore, mais seulement une strate de basides à quatre basidiospores, à la surface des feuilles. Les *Exobasidium* parasitent essentiellement les Éricacées.

HYMÉNOMYCÈTES HOMOBASIDIÉS

C'est de beaucoup le groupe le plus important de Basidiomycètes macroscopiques, où se trouvent classées toutes les formes qui répondent à la notion courante de Champignons : Champignons « à chapeau », les plus nombreux : agarics et bolets; Champignons « en console », les polypores vivant sur le bois. Cette distinction du langage familier correspond à peu près à la coupure systématique majeure qui, parmi les Basidiomycètes homobasidiés, distingue les *Aphyllophorales* (polypores, hydnes, clavaires) de toutes les autres formes. Selon les auteurs, celles-ci constituent un seul ordre, les *Agaricales*, avec de nombreuses familles, ou plusieurs ordres groupant d'une part les espèces pourvues de « tubes », les *Bolétales*, d'autre part les espèces à « lamelles », les *Agaricales*, dont il y a lieu de détacher les lactaires et les russules, qui constituent alors l'ordre des *Astérosporales*.

Ces multiples formes ont un caractère commun : la production de basides typiques ou *homobasides*, entières, non munies de prolongements importants, et disposées en strate régulière constituant un *hyménium*; les basidiospores, généralement produites au nombre de quatre par baside, ne sont pas des spores passives, mais des *ballistospores*.

L'organe végétatif des Basidiomycètes supérieurs est toujours constitué par le mycélium dicaryotique, qui se développe dans le substrat nutritif, sol, bois pourri, ou dans les tissus d'un hôte vivant; il forme souvent avec les racines des arbres des associations symbiotiques (mycorrhizes) et peut s'organiser, dans l'humus, entre les feuilles ou sur un support rigide en cordons (rhizomorphes), palmettes ou sclérotes. La plupart des Hyménomycètes édifient des fructifications parfois très élaborées, à partir de *primordiums* constitués par un peloton serré d'hyphes à dicaryons. Cette masse d'abord indifférenciée évolue en produisant un support stérile, le carpophore, et une couche hyméniale sporogène. Chez les *Agaricales* au sens large, le carpophore est constitué d'hyphes à parois minces, et sa consistance est charnue. Celui des *Aphyllophorales* est souvent plus complexe; les hyphes génératives minces sont soutenues par un squelette de filaments épais, simples ou abondamment ramifiés; la consistance du carpophore peut être très ferme, compacte, fibreuse ou subéreuse. En outre, chez un certain nombre d'Agaricales, le développement du primordium s'effectue à l'intérieur d'une ou plusieurs membranes qui peuvent persister jusqu'à la maturité de l'hyménium; le carpophore des Aphyllophorales, au contraire, n'est jamais entouré de voiles; l'hyménium, à croissance indéfinie, est libre dès le début de son développement.

Aphyllophorales

Défini par opposition aux Agaricales, plus nettement différenciées, l'ordre des Aphyllophorales n'est pas homogène; il groupe des espèces aussi différentes par leur aspect, leur forme, leur consistance, que les clavaires, les hydnes, les chanterelles, la mérule, les polypores charnus ou ligneux. Les classifications actuelles tiennent compte, non seulement des caractères macroscopiques du carpophore et de la disposition de l'hyménium, mais aussi de détails microscopiques de structure et de réactions biochimiques. Pratiquement, on peut tenter de les regrouper autour de quelques grands types d'organisations.

Les espèces les moins différenciées d'Aphyllophorales sont les *tomentelles*, formes frustes, d'aspect floconneux ou membraneux, sans réceptacle défini, à l'hyménium disjoint en touffes de basides; elles ne sont pas rares dans le sol, sur le bois décomposé, entourant les brindilles ou les pierres, et sont souvent remarquables par la coloration soutenue de leur mycélium : jaune, rose, violacé, bleu, etc. Les *Corticium* forment sur le bois des revêtements texturés minces, étroitement appliqués sur le support, de consistance membraneuse (tel le *Corticium coeruleum*, d'un beau bleu foncé) ou céracée, ou crustacée (*C. serum*, blanc crayeux). *C. quercinum*, très commun et de teinte gris rosé, est plus correctement rapporté au genre *Peniophora*, en raison de la présence de cellules stériles, les *cystides*, mêlées aux basides dans la couche hyméniale; chez cette espèce, les bords du réceptacle commencent à

H. Chaumeton - Jacana



▲ ***Les réceptacles dressés, ramifiés, d'un beau jaune vif, de* Calocera viscosa *(Dacrymycétales) ressemblent à de petites clavaires.***


H. Chaumeton - Jacana

se libérer du support. Les *Aleurodiscus* ont la marge nettement relevée, et les cyphelles ont des réceptacles membraneux, en coupe ou en entonnoir, parfois pédicellés, mais de petite taille.

Avec les *Stereum,* le réceptacle s'organise et se détache du support ; il prend la forme de lames coriaces, planes ou ondulées, souvent imbriquées, portant sur une de leurs faces un hyménium toujours lisse. *Stereum hirsutum,* un des Champignons les plus communs, à chapeaux velus blanc sale ou jaunâtre, est un lignivore qui attaque les bois de chêne en chantier ; il produit une altération grave appelée grisette. D'autres espèces sont des parasites des bois sur pied : *S. sanguinolentum,* qui produit le « cœur rouge » des sapins ; *S. frustulosum,* responsable de la pourriture alvéolaire du cœur du chêne. *Schizophyllum commune* forme sur les substrats ligneux de petits chapeaux coriaces en éventail, à surface finement veloutée ; au revers, il est garni de plis radiaires, fendus sur l'arête, qu'on a pu assimiler aux lamelles des agarics. Sa position réelle est auprès des *Stereum,* et les plis de la face inférieure, susceptibles de se replier sur eux-mêmes en protégeant l'hyménium, correspondent à une remarquable adaptation à la sécheresse.

Avec les *théléphores* commence à se manifester la grande lignée des Aphyllophorales à hyménium ridé ou plissé, conduisant aux formes porées (polypores proprement dits). Les théléphores édifient, comme les *Stereum,* des réceptacles fibreux, coriaces (souvent d'ailleurs découpés en lanières), mais leur strate hyméniale est toujours ridée ou granulée. *Thelephora terrestris* forme des entonnoirs irréguliers, enroulés, fixés sur les troncs d'arbres et les brindilles.

Le groupe des *mérules* diffère des théléphores par la consistance plus molle, membraneuse ou céracée des fructifications plus ou moins étroitement appliquées au substrat ; la face hyméniale est ici marquée de crêtes fertiles associées en lames sinueuses, en plis rayonnants ou anastomosés, ou en réseau simulant des pores plus ou moins fermés. A ce groupe appartiennent des genres lignicoles à spores claires *(Merulius, Phlebia)* et d'autres à spores jaune vif ou rouille *(Coniophora, Gyrophana)* parmi lesquels se rencontrent d'actifs lignivores, les plus graves ennemis des bois d'œuvre et d'autres substrats cellulosiques dans les habitations. *Gyrophana (= Serpula) lacrymans,* la mérule pleureuse, est le plus redoutable des « Champignons des maisons ». Sa température optimale de développement, qui est seulement de 23 °C, et ses exigences hydriques (le bois doit contenir 30 à 35 % d'humidité) expliquent qu'elle ne se développe qu'à l'intérieur des habitations mal ventilées, dans les régions tempérées, et à la faveur de fuites d'eau ou du contact de maçonneries mal isolées.

Les *hydnes,* au sens large, constituent un groupe hétérogène caractérisé essentiellement par l'hyménium hérissé de pointes ou d'aiguillons. L'hydne coralloïde *(Dryodon* [= *Hericium*] *coralloides)* et l'espèce voisine *H. erinaceus* sont des formes charnues, très divisées et de grande taille, venant sur le bois. Les *Sarcodon,* terrestres, ont un carpophore charnu, massif, dressé sur un pied central ou excentrique ; *S. (= Hydnum) repandum,* le plus commun, et *S. rufescens* sont les pieds-de-mouton, agréables comestibles malgré l'amertume de leur chair avant cuisson. Les *Calodon,* également terrestres et stipités *(C. ferrugineum),* se rapprochent des théléphores par leur chair rigide et subéreuse. L'hydne cure-oreilles, *Hydnum auriscalpium* (ou mieux *Auriscalpium vulgare*) à chapeau velu garni d'aiguillons fins, porté latéralement par un pied grêle sur les cônes de pin enfouis dans l'humus, a, en dépit de sa petite taille, une structure plus complexe que les autres hydnes et qui l'apparente aux groupes supérieurs d'Aphyllophorales.

Les *polypores* sont caractérisés par la strate hyméniale constituée de tubes soudés les uns aux autres et s'ouvrant à l'extérieur par des pores. Cette définition recouvre une grande diversité de formes, de dimensions et de structures. Les tubes eux-mêmes peuvent être cylindriques et étroitement juxtaposés, mais aussi de forme irrégulière, ovales, anguleux, ou allongés, et d'aspect lamelloïde. En général, le carpophore a la forme d'un éventail ou d'une console sessile, fixé largement au support par sa partie latérale, mais quelques espèces *(Polyporus squamosus)* sont pourvues d'un pied court, excentrique, ou plus rarement central *(Polyporus brumalis)*. Un petit nombre d'espèces

(Fomes) ont des fructifications pérennantes, qui peuvent atteindre une taille considérable; en général, c'est le mycélium qui persiste et fournit chaque année une nouvelle génération de basidiocarpes. Des différences notables se manifestent dans la consistance du chapeau, qui peut être tendre et charnu, mais le plus souvent devient coriace, fibreux, spongieux ou dur et compact; dans le cas le plus fréquent, la structure de la chair est complexe; aux hyphes génératrices grêles, actives, qui édifient progressivement l'hyménium, sont associées dans la trame des hyphes squelettiques rigides, à parois épaisses, et des hyphes intermédiaires et conjonctives, contournées et ramifiées. Remarquable par le nombre et la diversité de ses formes (un millier d'espèces environ), le groupe des polypores n'est pas moins important sur le plan biologique. La plupart sont des lignicoles, qui jouent un rôle majeur dans la destruction des bois abattus et des débris ligneux, mais aussi comme agents d'altération des bois de scierie, soit qu'ils détruisent seulement la cellulose (pourritures brunes), soit qu'ils attaquent également la lignine (pourritures blanches). Certains se comportent en pathogènes sévères des arbres sur pied, Conifères et feuillus.

La flore commune de nos forêts fournit de multiples exemples de ce groupe. Le genre *Polyporus,* qui désigne les polypores à chair tendre, tout au moins au début de leur développement, recouvre des formes diversifiées, dont certaines ont reçu des dénominations propres. Les *Caloporus,* terricoles, et les *Leucoporus (L. brumalis),* lignicoles, sont des espèces de taille modeste, pourvues d'un pied (noir chez les *Melanopus*). Tous les autres polypores sont lignicoles. Le polypore écailleux *(P. squamosus),* très commun, souvent parasite des feuillus, porte un chapeau de grande taille sur un pied excentrique, court et trapu. Les polypores rameux, à chapeaux en touffes, superposés ou imbriqués, sont parfois spectaculaires : ainsi le polypore en ombelle *(P. umbellatus)* et le *P. frondosus,* comestibles à l'état jeune, qu'on récolte sur les souches de chêne; le polypore en acanthe *(P. giganteus)* peut atteindre des dimensions considérables, jusqu'à 30 cm. Le soufré, *Polyporus* (ou *Laetiporus,* ou *Griphola*) *sulfureus,* est remarquable par sa chair jaune rosé ou orangé et ses pores jaune vif; c'est un grave ennemi à la fois des Conifères et des feuillus (pourriture brun-rouge du cœur). Les *Spongipellis,* de consistance molle, et les *Lectoporus* sont, à la différence des *Polyporus,* largement implantés sur l'arbre; les formes conidiennes des *Leptoporus* du groupe *albidus,* propres aux Conifères, s'étalent sur le bois en masses irrégulières, molles, appelées *Ptychogaster.* Les *Phaeolus* (*P. schweinitzii,* agent d'une pourriture rouge des pins et des sapins) sont des Champignons épais à chapeau fauve, en toupie, qui deviennent fermes et subéreux avec l'âge.

Aux polypores à chair peu coriace s'oppose la série des *Fomes* au sens large, dont la consistance est, dès l'abord, subéreuse. Les *tramètes* n'ont pas de véritable strate hyméniale, mais des tubes hyméniens creusés dans la trame. C'est le cas de *Coriolus versicolor,* à chapeaux imbriqués minces et cassants, élégamment zonés de couleurs diverses, un des polypores les plus communs, mais aussi les plus activement lignivores de la flore française. Chez les genres *Trametes* et *Lenzites,* plus épais, les tubes larges, irréguliers, ont souvent l'aspect de lames anastomosées. Chez les *Phellinus* et les *Xanthochrous,* les tubes forment une couche distincte de la trame, et la chair est toujours colorée.

Les carpophores les plus différenciés sont ceux des *ungulines* et des *ganodermes,* qui sont revêtus d'une croûte rigide, souvent résinoïde et luisante. A ce groupe appartient l'amadouvier, *Ungulina fomentaria,* à chair colorée, parasite de nombreuses espèces d'arbres. Les ganodermes, surtout tropicaux, n'ont en Europe que quelques représentants, dont *Ganoderma lucidum.*

Les *fistulines* occupent une position particulière parmi les Aphyllophorales, par leur strate hyméniale constituée de tubes indépendants. La chair épaisse, un peu visqueuse, d'un rouge vineux, de la langue de bœuf, *Fistulina hepatica,* est riche en laticifères. C'est un lignivore très actif, que l'on consomme volontiers, cuit ou cru, malgré la saveur acidulée de sa chair.

Les *Clavaria* constituent un groupe hétérogène d'Aphyllophorales (environ cinq cents espèces, saprophytes terrestres ou lignicoles), caractérisé par le réceptacle dressé, simple ou ramifié, tapissé par un hyménium généralement lisse et souvent continu. Les clavaires, auxquelles on associe les *Sparassis* à rameaux aplatis, foliacés, issus d'un tronc commun massif *(S. crispa),* sont toujours de consistance charnue et généralement putrescibles. Le groupe est maintenant divisé en plusieurs genres et sous-genres qui tiennent compte de la couleur des spores et de la structure de la trame.

Chez les *Clavaria,* à spores blanches, l'hyménium continu recouvre entièrement le réceptacle, sauf à sa base. Le basidiocarpe est simple et de petite taille chez *Clavaria (Clavella) vermicularis* qui pousse en petites touffes blanches, fragiles, dans les prés, ou *C. argillacea,* propre aux bruyères. La clavaire pilon *(Clavariadelphus pistillaris)* et la tronquée *(C. truncata)* sont des espèces massives, rugueuses, qui croissent dans les bois. Les *Clavulina,* pour la plupart terrestres, sont plus ou moins abondamment ramifiées. Les grandes clavaires lignicoles à spores ocracées sont maintenant rapportées au genre *Ramaria.*

Les *chanterelles* occupent une position limite entre les Aphyllophorales et les Agaricales; leurs carpophores tendent vers la symétrie axiale, et la surface hyménifère est marquée de rides ou de plis radiaux. Si les craterelles (*Craterellus cornucopiae,* la trompette des morts) ont un hyménium presque lisse ou à plis espacés, les chanterelles et les *Gomphus* ont un chapeau à chair ferme garni en dessous de plis longuement décurrents, qui tendent vers la disposition lamellée des agarics. Tous ces Champignons sont comestibles; la vraie chanterelle, ou girole, *Cantharellus cibarius,* est particulièrement recherchée.

Agaricales

Les Agaricales, qui désignent la grande majorité des Hyménomycètes « à chapeau », se définissent comme des Champignons charnus, putrescibles, dont le sporophore est de structure pseudo-parenchymateuse. Tous ses éléments sont en effet constitués par un agrégat d'hyphes dicaryotiques dont la paroi reste mince; ces filaments peu différenciés s'organisent cependant selon des dispositions particulières (dans le stipe, à la surface du chapeau ou dans les lamelles) ou produisent des éléments spécialisés tels que les *hyphes laticifères* des lactaires ou les *sphérocystes,* cellules globuleuses qui confèrent à la

H. Chaumeton - Jacana



▲ *Les hydnes sont le type des Basidiomycètes « à aiguillons »; le pied-de-mouton,* **Hydnum repandum,** *est un comestible de qualité s'il est récolté jeune.*

Page ci-contre :
◀ **Stereum hirsutum** *est un polypore à chapeaux minces, jaune sale, veloutés par-dessus; il est fréquent sur toute sorte de bois mort; c'est un lignivore très actif.*


Atlas photo

▲ *Comme toutes les espèces de ce genre, le coprin noir et blanc,* Coprinus picaceus, *est un Champignon fragile ; ses lamelles se liquéfient à maturité.*
▼ Hypholoma sublateritium, *à chapeaux fauve rougeâtre, est très voisin de l'hypholome en touffes,* Hypholoma fasciculare ; *tous deux sont communs sur les vieilles souches et les racines mortes.*


R. Longo

chair des lactaires et des russules une structure grenue. Les extrémités des hyphes stériles peuvent se renfler en massues, *cystidioles* et *cystides* à la surface du chapeau ou du stipe, ou le plus souvent dans l'hyménium où elles sont entremêlées aux basides ; la présence de ces cystides et leur morphologie sont des caractères diagnostiques importants.

Les Agaricales sont également caractérisées par un hyménium organisé, à croissance définie et, à quelques exceptions près (pleurotes), par une symétrie axiale. Leur fructification est généralement composée d'un pied central coiffé d'un chapeau qui porte à sa face inférieure l'hyménium ; celui-ci tapisse la surface de lamelles rayonnantes (agarics) ou l'intérieur de tubes s'ouvrant par des pores (bolets).

Enfin, chez nombre d'Agaricales, le développement de l'hyménium s'effectue à l'intérieur d'une ou plusieurs membranes ou voiles. Sur ce point, on enregistre diverses modalités se rapportant à trois types. Chez beaucoup de bolets et chez quelques agarics *(Russula emetica, Clitocybe clavipes),* l'hyménium apparaît à la surface du carpophore sans être jamais revêtu d'un voile continu ; son développement est *gymnocarpique,* comme celui des aphyllophores. Dans le type *hémiangiocarpique,* l'hyménium naît dans une cavité annulaire (chambre hyméniale) délimitée par un *voile partiel* qui se rompt plus ou moins tardivement, en abandonnant parfois un anneau ou une collerette fixée au pied. Enfin l'hyménium est de croissance *angiocarpique* quand il apparaît et se développe à l'intérieur d'une cavité qui ne s'ouvre qu'à maturité. On qualifie de *voile général* la tunique membraneuse qui enveloppe tout le jeune Champignon et se rompt quand celui-ci croît ; il peut persister sous la forme d'écailles ou de pustules sur le chapeau et d'une volve entourant le pied. Le *voile universel* est un revêtement fragile qui entoure complètement le jeune primordium et disparaît précocement ; on en trouve la trace dans la cortine fibrilleuse des cortinaires.

Bien que les classifications modernes réduisent à un seul ordre l'ensemble considérable (plus de trois mille espèces) des Basidiomycètes offrant ces particularités, il y a lieu d'y distinguer trois groupes principaux : les *bolets,* à hyménium tubulé, les *agarics,* à lamelles, où les auteurs reconnaissent un nombre plus ou moins élevé de familles, et les *Lactariorussulés,* séparant des autres agarics le groupe homogène et hautement différencié des russules et des lactaires.

Les *bolets (Bolétales* ou *Bolétacées),* caractérisés par l'hyménium tubulé qui se sépare aisément du chapeau (c'est le « foin » des cèpes), vivent pour la plupart en association mycorrhizique avec les arbres ; c'est pourquoi on trouve certaines espèces de bolets en relation exclusive avec une essence déterminée : *Boletus scaber* est lié aux racines du bouleau, *B. bovinus* aux pins, *B. elegans* au mélèze. D'autres espèces communes, cependant, sont moins exclusives, comme le *B. chrysenteron ; B. parasiticus,* qui en est proche, est remarquable par son habitat parasite sur les sclérodermes. Le développement des bolets est toujours *gymnocarpique ;* quelques espèces, cependant, possèdent un anneau membraneux (la nonette voilée, *B. luteus*) ; mais celui-ci est d'origine faussement hémiangiocarpique : il résulte d'une soudure tardive entre le bord du chapeau et le pied.

L'exemple classique de bolet est fourni par le cèpe de Bordeaux *(B. edulis),* comestible réputé. Toutefois on accorde la même dénomination de « bolets » à de multiples espèces, comestibles ou non, qui, en fait, ne constituent pas un ensemble homogène. Aux limites du groupe, il faut distinguer les « faux-bolets », dont certains sont très proches des polypores *(Gyrodon lividus,* associé aux aulnes), et d'autres à développement angiocarpique qui se rapprochent des Gastéromycètes ; ce sont les *Strobilomyces,* représentés en Europe par le bolet pomme de pin, *S. strobilaceus,* à chapeau écailleux et pied muni d'un anneau plus ou moins persistant, qu'on rencontre en forêt, sous les hêtres.

Les bolets vrais sont à présent rapportés à une dizaine de genres et sous-genres qui tiennent compte des caractères anatomiques : couleur des spores, revêtement du chapeau, forme des pores. Les nonettes *(B. granulatus, B. luteus),* le bolet des bouviers *(B. bovinus)* et le cèpe moucheté *(B. variegatus),* tous associés aux Conifères, ont un revêtement visqueux, qui se pèle aisément, et une

chair molle (sous-genre *Suillus* = *Ixocomus*). Le cèpe de Bordeaux est le type des *Tubiporus*, où se retrouvent d'autres bons comestibles, le tête de nègre *(B. aereus)*, propre aux chênes, et le cèpe des pins *(B. pinicola)*, ainsi que toute une série de cèpes de belle taille, à chair bleuissante et pores jaunes *(B. calopus)* ou rouges *(B. erythropus, B. luridus)*, ainsi que le bolet Satan *(B. satanas)* dont on redoute les propriétés fortement indigestes. Les *Xerocomus* se groupent autour du bolet subtomenteux *(B. subtomentosus)* et du cèpe à pied rouge *(B. chrysenteron)*, espèce commune à chapeau velouté et bords irréguliers; on en rapproche un excellent comestible, le cèpe bai *(B. badius)*, qui croît sous les résineux aussi bien que sous les feuillus. Les cèpes rudes, du groupe *scaber* (s.-g. *Leccinum* = *Krombholzia*), sont caractérisés par un pied dur et fibreux, aisément séparable du chapeau. Le bolet amer *(B. felleus)*, qu'il faut se garder de confondre avec des *Tubiporus* comestibles *(B. reticulatus)*, est reconnaissable à ses pores roses, caractéristiques du sous-genre *Tylopilus*. Le genre *Gyroporus*, représenté par l'indigotier *(G. cyanescens)* et le cèpe châtain *(G. castaneus)*, tous deux bons comestibles, est sans doute le type le plus évolué de bolet; ses spores sont blanchâtres (et non colorées comme chez les *Boletus*), sa chair friable et ses tubes de petite taille et non alignés en files rayonnantes.

On doit rapprocher des bolets deux genres à hyménium nettement lamellé, les *paxilles* et les *gomphides*. Les lames fines et serrées du paxille enroulé *(Paxillus involutus)*, espèce terrestre très commune sous les pins et surtout les bouleaux, se détachent aisément de la chair du chapeau, comme les tubes des bolets. Les gomphides *(Gomphidius viscidus* et *G. glutinosus)*, qu'on récolte sous les Conifères, ont des lamelles larges et écartées, décurrentes sur le pied.

Les *lactaires* (cent vingt espèces) et les *russules* (près de trois cents espèces) sont bien différents des autres agarics à lamelles, par leur chair grenue et cassante, formée de cellules sphériques, les sphérocystes, groupées en rosettes autour d'hyphes laticifères, et par leurs spores ornées de ponctuations, de verrues ou de crêtes qui se colorent intensément en bleu-violet par l'iode; ces ornementations confèrent à la spore un contour irrégulier, d'où le nom d'*Astérosporales*. Le pied de ces Champignons est toujours dépourvu de volve ou d'anneau.

Le genre *Lactarius* se reconnaît pratiquement à la présence d'un latex blanc ou coloré qui s'écoule lorsqu'on brise la chair. Leur couleur est généralement claire ou terne et leurs lames fréquemment décurrentes. A de rares exceptions près, les lactaires sont sans intérêt pour le mycophage; aucun n'est vénéneux, mais certains ont un lait particulièrement âcre et pourraient causer des troubles digestifs; on consomme cependant, cuit sur le gril ou en condiment, le lactaire poivré. Aux lactaires à lait rouge, venant sous les Conifères, appartiennent les seules espèces vraiment comestibles : le vineux *(Lactarius sanguifluus)* commun dans les régions méridionales, et le sanguin ou délicieux *(L. deliciosus)* plus largement répandu mais moins apprécié. Une série d'espèces de couleur terne, dans les gris ou les bruns, ont un lait d'abord blanc qui, à l'air, devient rougeâtre (*L. acris*, sous les hêtres, *L. fuliginosus*, sous les chênes) ou violacé (*L. uvidus*, fréquent sous les bouleaux), ou grisonnant (*L. blennius*, très commun, à lait particulièrement âcre). Parmi les lactaires à lait jaune, on reconnaît aisément le *L. chrysorrheus* à chapeau jaune et zoné, et le lactaire trompeur *(L. decipiens)*, commun dans les bois secs, au petit chapeau roux mamelonné et au lait peu abondant, à odeur de géranium. Chez beaucoup d'espèces, le lait reste blanc. C'est le cas des grands lactaires à chapeau blanc : le poivré *(L. piperatus)* et le velouté *(L. vellereus)*, ou le plombé *(L. plumbeus* = *L. turpis)*, de grande taille, mais gris olivâtre. La vachette *(L. volemus)* est remarquable par sa couleur orangée et son lait doux, très abondant. Le lactaire à toison, *L. torminosus*, qui vient sous les bouleaux, est au contraire très âcre; on le reconnaît à son chapeau zoné de couleur chair, garni de longs poils feutrés vers la marge.

Les *russules* ne laissent pas exsuder de latex à la cassure, et leur chapeau est souvent vivement coloré; en outre, leurs lamelles sont rarement décurrentes; fait exception *Russula delica*, blanche et au chapeau retourné comme celui d'un lactaire.

La multiplicité des espèces rend la détermination des russules particulièrement difficile; on se fonde sur la coloration du chapeau, qui offre tous les tons de rouge, de violacé, de jaune et même de vert, et des lamelles, qui peuvent être tout à fait blanches, ou teintées de rose ou de crème, ou jaunes dès le début, ou noircissantes; on tient compte également de la consistance de la chair, de sa saveur, de l'odeur et, finalement, de réactions chimiques colorées et des caractères microscopiques. Malgré ces difficultés, les russules intéressent l'amateur non spécialisé, car on y trouve quelques bons comestibles; la charbonnière, *Russula cyanoxantha*, à chapeau de teinte changeante, violacée, devenant verdâtre avec l'âge, est commune en été et en automne dans les bois sous les feuillus; contrairement aux autres russules, ses lamelles (blanches) ne sont pas cassantes, mais de consistance lardacée et élastique. Au même groupe appartiennent *R. vesca*, brun ocracé, qui apparaît dès le mois de mai, et le palomet, *R. virescens*, à chapeau vert de gris pommelé, qu'on peut considérer comme l'un des Champignons les plus succulents.

Aucune russule n'est vénéneuse, et les espèces douces peuvent être consommées. On se méfiera cependant des espèces à saveur âcre, en particulier l'émétique, à beau chapeau rouge vermillon, commune sous toutes les essences, qui peut provoquer des intoxications bénignes.

Les *agarics* proprement dits (Agaricacées) sont tous les Champignons à lamelles autres que les russules et les lactaires, à chair non grenue, dépourvue de laticifères et de sphérocystes. Leur développement est souvent angiocarpique ou hémiangiocarpique, et le Champignon mûr peut garder les vestiges de la membrane ou des membranes qui entouraient le primordium. C'est ainsi que certains agarics sont pourvus d'une volve (genres *Volvaria*, *Amanitopsis*), d'une volve et d'un anneau (amanites), d'un anneau seul (lépiotes, armillaires, pholiotes, psalliotes, strophaires) ou d'une cortine (cortinaires); mais un grand nombre ne montrent aucun de ces caractères.

La classification des agarics tient compte de ces particularités, et aussi de la couleur de leurs spores en masse : roses, blanches, ocre, brun pourpre ou noires; interviennent également le mode d'insertion des lames sur le pied, la présence de cystides de diverses formes ou de soies parmi les basides, etc. Le nombre des espèces est considérable et l'ensemble extrêmement diversifié; de nombreux ouvrages ont été consacrés à leur détermination pratique, et l'on n'en trouvera ici que quelques exemples caractéristiques.

Les *hygrophores* ont des lames épaisses, espacées, de consistance cireuse, en continuité avec la chair et souvent largement décurrentes; ils rappellent les chanterelles par leurs longues basides cylindriques. Surtout fréquentes dans les prés, les très nombreuses espèces d'hygrophores se parent souvent de couleurs vives *(H. coccineus, H. psittacinus)* et d'un revêtement visqueux; d'autres au contraire sont d'un blanc pur *(H. niveus, H. eburneus)*.

La famille des *Tricholomatacées* est un vaste ensemble de Champignons à spores blanches ou roses, de consistance charnue; leur pied, dépourvu de volve et d'anneau, ne se sépare pas sans déchirure du chapeau. A côté des tricholomes, à port robuste et lamelles échancrées au voisinage du pied, et des rhodopaxilles (tricholomes à spores roses), on y classe les collybies, caractérisées par leur pied fibreux ou cartilagineux, les marasmes à chair coriace qui se dessèchent sans pourrir, les mycènes et les omphales, de petite taille, à chapeau mince et pied élancé, les clitocybes en entonnoir, à lamelles largement décurrentes et chapeau souvent déprimé, et les armillaires. A ce groupe appartiennent d'excellents comestibles, le tricholome de la Saint-Georges *(Tricholoma georgii)* et le pied-bleu *(Rhodopaxillus nudus)*. L'armillaire *(Armillariella mellea)* est un clitocybe lignicole au pied muni d'un anneau, qui vient en touffes sur les souches, mais aussi à la base des arbres vivants où elle se comporte en parasite très actif, agent de *pourridiés;* elle progresse d'arbre en arbre grâce à des cordonnets mycéliens ou rhizomorphes.

Pleurotes et *lentins* se classent auprès des tricholomes dont ils se distinguent par les lames décurrentes, le pied court, excentrique, et l'habitat lignicole. Le clitocybe de l'olivier *(Pleurotus olearius)*, orangé, est une espèce toxique qu'il ne faut pas confondre avec la chanterelle. Le meunier, *Clitopilus prunulus*, excellent comestible, est une petite espèce terricole à port de pleurote et spores roses.

Aux rhodophylles, agarics à spores roses anguleuses, appartient l'entolome livide, espèce très toxique bien que non mortelle.

R. Longo



▲ *Le clitocybe laqué,* **Laccaria laccata**, *est un Champignon qui offre de nombreuses variations. La variété* **amethystina** *est d'un beau violet foncé, pâlissant avec l'âge.*

▼ *Un des Champignons les plus spectaculaires : l'amanite tue-mouches,* **Amanita muscaria**, *à chapeau rouge couvert de verrues blanches. C'est une espèce toxique, qu'on trouve sous les bouleaux et les Conifères.*



I.G.D.A. P 2

▶ *Le pied-bleu, Rhodopaxillus nudus, est un Champignon à chair parfumée, comestible apprécié qu'on récolte à l'approche de l'hiver dans l'humus des bois.*



H. Chaumeton - Jacana

Les *cortinaires* sont un groupe considérable (quatre cents espèces) et difficile de Champignons terrestres, souvent mycorrhiziques ; le genre se reconnaît aux lames couleur d'argile, à spores brun rouille, et à la cortine fibrilleuse qui persiste sur le pied.

Les *amanites* sont sans doute les mieux connus des Champignons à lamelles, car on a largement diffusé le signalement des espèces mortelles, surtout la phalloïde, *Amanita phalloides*, très commune dans les bois de feuillus : lames et spores blanches, pied pourvu d'un anneau et d'une volve membraneuse, chapeau olivâtre à fibrilles rayonnantes. La citrine *(A. citrina)* et la tue-mouches *(A. muscaria)*, celle-ci propre aux Conifères et aux bouleaux, sont tout aussi familières. A côté de ces espèces toxiques, auxquelles il faut joindre l'amanite panthère, le genre comporte d'excellents comestibles : l'oronge vraie *(A. cesarea)*, espèce surtout méridionale à lames jaunes, l'oronge blanche *(A. ovoidea)*, la golmotte *(A. rubescens)* qu'on trouve sous les chênes et les résineux.

L'amanite à étui *(Amanitopsis vaginata)* est une petite espèce comestible à volve membraneuse, mais sans anneau décelable. On retrouve ces caractères chez les *volvaires* à spores roses, à chapeau de taille appréciable, visqueux ou soyeux, qui viennent sur le fumier et les débris très azotés.

▼ *Lamelles blanches, anneau ample, volve membraneuse caractérisent le Champignon le plus meurtrier : l'amanite phalloïde; la couleur du chapeau, finement rayé de fibrilles soyeuses, peut varier du jaune verdâtre à l'ocracé ou au vert olive.*

Archives I.G.D.A. P 2

Les *lépiotes* et les *psalliotes* n'ont jamais de volve, mais leur pied porte la trace d'un voile partiel, sous forme d'anneau membraneux ou de fibrilles annulaires ; leurs lames sont toujours libres et le pied (comme chez les amanites) se sépare aisément du chapeau.

Les lépiotes (et le genre voisin *Cystoderma*) ont des spores généralement blanches, parfois gris rose ou vertes. La coulemelle *(Lepiota [Leucocoprinus] procera)* et la lépiote déguenillée *(L. rhacodes)*, appréciées comme comestibles, sont deux espèces remarquables par leur port élevé, leur chapeau écailleux et la double bague mobile qui coulisse autour du pied fibreux.

Les psalliotes ou *pratelles* sont des Champignons à spores brun pourpre et à chair tendre, à anneau simple ou double, auxquels est maintenant réservé le nom d'*Agaricus (= Psalliota)*. Deux espèces au moins sont extrêmement familières : le rosé des prés, *Agaricus campestris*, et le champignon de couche ou champignon de Paris, *A. bisporus* (ou *A. hortensis*), qui fait l'objet d'une culture intensive. D'autres espèces sauvages sont également comestibles : *A. silvicola*, à fine odeur anisée, très commun dans les bois, *A. arvensis* ou boule de neige, qui vient dans les prairies et les jardins ; la psalliote jaunissante *(A. xanthodermus)* est au contraire très indigeste.

Les *pholiotes* et les *flammules* réunissent des espèces lignicoles à anneau membraneux et spores ocracées. *Pholiota squarrosa*, jaune brun, très écailleuse, et *P. adiposa*, visqueuse, sont d'actifs lignivores qui poussent en touffes denses au pied des arbres morts.

Les *strophaires, nématolomes, psilocybes*, sont caractérisés par leur sporée sombre, brun pourpre à noir. *Stropharia semiglobata* est un coprophile très commun, alors que *S. aeruginosa*, d'un bleu-vert remarquable, pousse dans l'herbe, sur le sol. *Nematoloma (Hypholoma) fasciculare* et *N. sublateritium* sont fréquents sur les vieilles souches. Les *Psilocybe* retiennent surtout l'intérêt par les propriétés hallucinogènes reconnues à certaines espèces exotiques (comme aussi à des strophaires et des panéoles) ; *P. semilanceata*, qui croît en touffes dans les prairies humides et les gazons, est pratiquement inactif.

Enfin les *coprins* sont des Champignons souvent éphémères, à lamelles et cystides déliquescentes ; elles se résorbent par autodigestion, de la périphérie au centre, aussitôt après la décharge des spores ; celles-ci sont d'un noir d'encre, et pourvues d'un large pore germinatif. Les coprins sont adaptés à des habitats très variés, riches en matières azotées ; ainsi beaucoup sont fimicoles ou coprophiles ; certains poussent sur les substrats végétaux décomposés ou sur les souches pourries, tel *C. micaceus*, très commun en forêt et dans les jardins. Le coprin chevelu *(C. comatus)*, espèce terricole de grande taille, est un des Champignons les plus appréciés des gourmets ; le coprin noir d'encre *(C. atramentarius)*, par contre, n'est comestible que si l'on évite de le consommer avec des boissons alcoolisées, car ses effets sont analogues à ceux de l'antabus, parfois utilisé pour « désintoxiquer » les alcooliques.

GASTÉROMYCÈTES

Cette dernière classe de Basidiomycètes est définie par un caractère négatif : contrairement aux ballistospores des Hyménomycètes, leurs basidiospores ne sont pas, à maturité, détachées brusquement de la baside. Le développement des Gastéromycètes est *angiocarpe*, et, en général, les basides mûrissent à l'intérieur d'une fructification qui reste close (sclérodermes et formes souterraines) ou s'ouvre par un ostiole (lycoperdons) ou par une déchirure *(Calvatia)* ; toutefois, chez les formes très évoluées telles que les *Phallus,* les spores se trouvent exposées en une masse gluante à la surface d'un chapeau souvent porté par un pied.

La fructification des Gastéromycètes revêt des formes et des structures extrêmement variées, où l'on définit toutefois des termes communs. L'enveloppe générale ou *péridium,* assimilable à la volve des amanites, comporte généralement deux couches distinctes : l'*exopéridium,* qui peut se fragmenter ou disparaître, et l'*endopéridium,* s'ouvrant ou non au sommet par un ostiole, et qui enferme la *gléba ;* on désigne ainsi l'hyménium, qui peut ébaucher une disposition en lamelles rayonnantes, ou tapisser de petites cavités, ou être simplement un lacis de filaments formant le *capillitium.*

Les Gastéromycètes constituent en réalité un groupe hétérogène, où se retrouvent des formes convergentes dérivées de divers types d'Hyménomycètes, agarics et bolets, sans doute par une adaptation à la vie souterraine ou xérophytique. Tous sont saprophytes dans le sol, sur le bois pourri et d'autres débris végétaux, sur les déjections animales. Les *Rhizopogon,* souterrains, et les sclérodermes peuvent former des mycorrhizes avec les arbres des forêts.

On reconnaît actuellement cinq ou six ordres de Gastéromycètes.

Les *Hyménogastrales* sont pour la plupart souterraines, et leurs fructifications restent closes à maturité. En réalité, ce ne sont pas de vrais Gastéromycètes, mais plutôt des formes hypogées apparentées soit aux bolets *(Rhizopogon),* soit aux agarics : Astérosporales *(Arcangeliella, Hydnangium),* coprins *(Montagnites, Secotium)* ou rhodophylles.

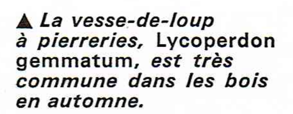
Les vrais Gastéromycètes mûrissent généralement audessus du sol (ou du substrat), et leurs fructifications s'ouvrent d'une manière ou d'une autre à maturité.

Chez les *Nidulariales* et les *Sphærobolales,* les fructifications sont globuleuses ou cupuliformes, et le tissu fertile s'organise en une ou plusieurs masses glébales sphériques ou lenticulaires, les *péridioles,* contenant les basidiospores. A maturité, les basidiocarpes de *Cyathus hirsutus* ou de *Crucibulum vulgare,* que l'on trouve sur le sol ou sur les brindilles, ou de *Cyathus stercoreus,* sur bouses desséchées, ressemblent à des nids minuscules contenant des œufs ; ce sont les péridioles, qui seront dispersés par l'impact des gouttes de pluie. La masse glébale unique, visqueuse, de *Sphaerobolus stellatus* est projetée en l'air par suite du retournement de l'exopéridium découpé en étoile.

Chez les *Sclérodermatales* et les *Lycoperdales,* un tel mécanisme de dispersion n'existe pas ; les basidiospores forment à maturité un amas poudreux, brun noir, libéré par l'ouverture ou la rupture du péridium, et sont dispersées par le vent. Le fruit des sclérodermes *(Scleroderma aurantium* et *S. verrucosum)* est délimité par une seule paroi épaisse, qui enferme une masse inorganisée de spores ; elles sont dispersées passivement par des fractures irrégulières de l'enveloppe. Les sclérodermes poussent surtout sur les sols acides, en association mycorrhizique avec les pins, les hêtres ou les bouleaux. Les lycoperdons et autres vesses-de-loup *(Bovista, Calvatia)* ainsi que les géasters ont une organisation plus complexe, avec un péridium à deux couches et une gléba spongieuse supportée par une columelle stérile. Les fructifications des *Lycoperdon (L. pyriforme, L. gemmatum)* ont un ostiole défini ; la partie supérieure de l'endopéridium est élastique, et, lorsqu'elle est heurtée par une goutte d'eau ou un Insecte, elle rebondit en projetant une bouffée de basidiospores. Les *Calvatia,* dont les fruits globuleux peuvent atteindre la taille d'un ballon *(C. gigantea),* n'ont pas d'ostiole défini ; la masse énorme des spores est seulement mise à nu lorsque le péridium se rompt irrégulièrement et se désagrège.



H. Chaumeton - Jacana



▲ ***La vesse-de-loup à pierreries,* Lycoperdon gemmatum, *est très commune dans les bois en automne.***

Les géasters *(Geastrum fimbriatum, G. triplex)* s'ouvrent par le découpage en lobes étoilés de l'exopéridium plus ou moins charnu, découvrant l'endopéridium pourvu d'un ostiole. Les *Phallus* et genres voisins *(Phallales)* sont des Gastéromycètes hautement différenciés, à carpophore comportant un chapeau et un pied, à gléba déliquescente. La jeune fructification (l'« œuf » de *Phallus impudicus*) est totalement enveloppée par un exopéridium membraneux

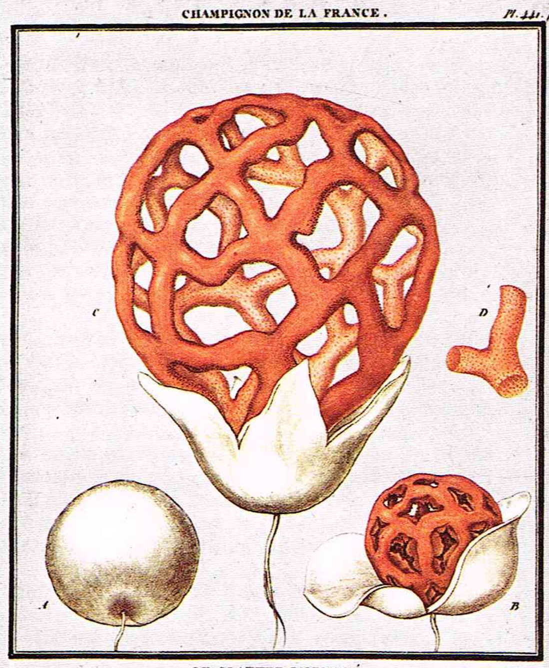


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ ***La paroi externe des géasters s'ouvre en étoile. Par temps humide, les « bras » s'étalent largement sur le sol ; ils se rétractent par temps sec.***

▶ *Il y a près de deux siècles, Bulliard illustrait déjà de façon remarquable ce rare mais spectaculaire Gastéromycète,* **Clathrus cancellatus.**

Muséum national d'histoire naturelle



ferme mais élastique, et fixée au substrat ligneux enfoui dans le sol par des rhizomorphes ; l'endopéridium forme un coussin épais, gélatineux, enrobant la gléba. L'hyménium est porté par des lamelles fertiles plissées et anastomosées constituant une gléba charnue creusée de logettes. Chez les *Phallus,* la partie centrale de l'œuf est occupée par un réceptacle creux, cylindrique. A maturité, le péridium se rompt, et la base du réceptacle s'accroît rapidement, formant un pied entouré à la base de la volve, et coiffé par la gléba qui se désagrège ; les basidiospores mûres, vert foncé, sont engluées dans une gelée sucrée, d'odeur fétide, qui attire les Insectes coprophages. *Mutinus caninus* ressemble à un *Phallus* de petite taille, mais la partie supérieure du pied est lisse et de couleur orangée. *Anthurus archeri* (= *A. aseroeformis*) est une forme exotique, importée depuis une cinquantaine d'années en France où elle s'est largement répandue. Le pied est rudimentaire et le chapeau s'étale à la surface du sol ; il s'ouvre à maturité en bras étoilés, rouges, charnus, tachés de noir par les spores. *Clathrus cancellatus,* qu'on rencontre plus rarement, est une espèce tout à fait spectaculaire. Elle est à peu près dépourvue de pied, et le tissu fertile est découpé en réseau ; il forme à maturité une grosse boule rouge grillagée, tapissée intérieurement par la gléba.

DEUTÉROMYCOTINÉS

La sous-division des Deutéromycotinés est établie sur des bases artificielles pour des raisons de convenance, qui ne sont pas admises par tous les auteurs. Elle groupe en effet, par définition, les Champignons dépourvus de forme de reproduction sexuée, tout au moins dans les conditions de l'observation, à l'exclusion des Champignons inférieurs à zoospores, des formes conidioïdes d'Oomycètes (Péronosporales) et du vaste groupe des Mucorales asexuées, dont l'organe de reproduction est un sporocyste à spores endogènes. Pratiquement, ce sont tous des Eumycètes à mycélium septé, qui se multiplient végétativement par des propagules appelées *conidies* ou sont réduits à un mycélium stérile s'organisant en bulbilles ou en sclérotes. Par leur mode de végétation, la plupart d'entre eux s'apparentent aux Ascomycètes, et beaucoup ne sont autres qu'un stade asexué dans le cycle biologique d'un Ascomycète déterminé. Les formes qu'on peut rattacher aux Basidiomycètes sont moins nombreuses, d'autant qu'on en exclut les stades de multiplication végétative des rouilles et des charbons ; certaines s'identifient par la présence de boucles au niveau des cloisons, caractéristiques du mycélium secondaire des Basidiomycètes. Il reste que deux tiers environ des Deutéromycotinés ne sont représentés que par une ou plusieurs formes asexuées (dites aussi imparfaites, d'où la dénomination *Fungi imperfecti*). Pour certains, la fructification asco- ou basidiosporée est seulement méconnue, et l'on peut espérer que les progrès de l'information mycologique réduiront leur nombre ; d'autres sont peut-être des haplontes de Champignons hétérothalliques qui n'ont pas rencontré leur partenaire. Mais il est vraisemblable qu'un nombre appréciable d'espèces ont, au cours de l'évolution, perdu définitivement toute aptitude à la reproduction sexuée ; il restera nécessaire de leur attribuer un rang et un statut dans la nomenclature des Champignons. Par ailleurs, il est commode de traiter comme telles certaines formes imparfaites, bien qu'on puisse les rattacher à des espèces sexuées, parce qu'elles sont beaucoup plus largement répandues dans la nature que le stade parfait correspondant, ou parce qu'elles présentent un intérêt propre, soit comme moisissures banales *(Penicillium, Aspergillus),* soit comme agents pathogènes de Végétaux cultivés (*Fusarium, Gloeosporium, Drechslera,* etc.), ou de l'homme et des Animaux domestiques (dermatophytes).

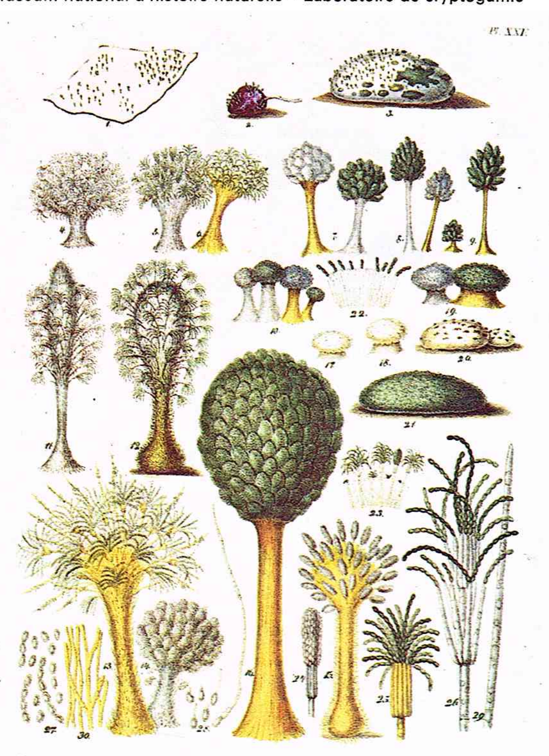
Ainsi délimitée, la sous-division des Deutéromycotinés comprend près de deux mille genres et quelque quinze mille espèces, le tiers environ des Champignons actuellement décrits. En l'absence du critère naturel de classification qu'offre, aux autres groupes, la fructification sexuée, on les répartit en ensembles taxonomiques sur la base des caractères physionomiques et morphologiques des spores asexuées et des structures plus ou

▼ *Le satyre puant,* **Phallus impudicus,** *dresse sur un pied blanc son chapeau conique, englué dans la masse vert sombre des spores.*

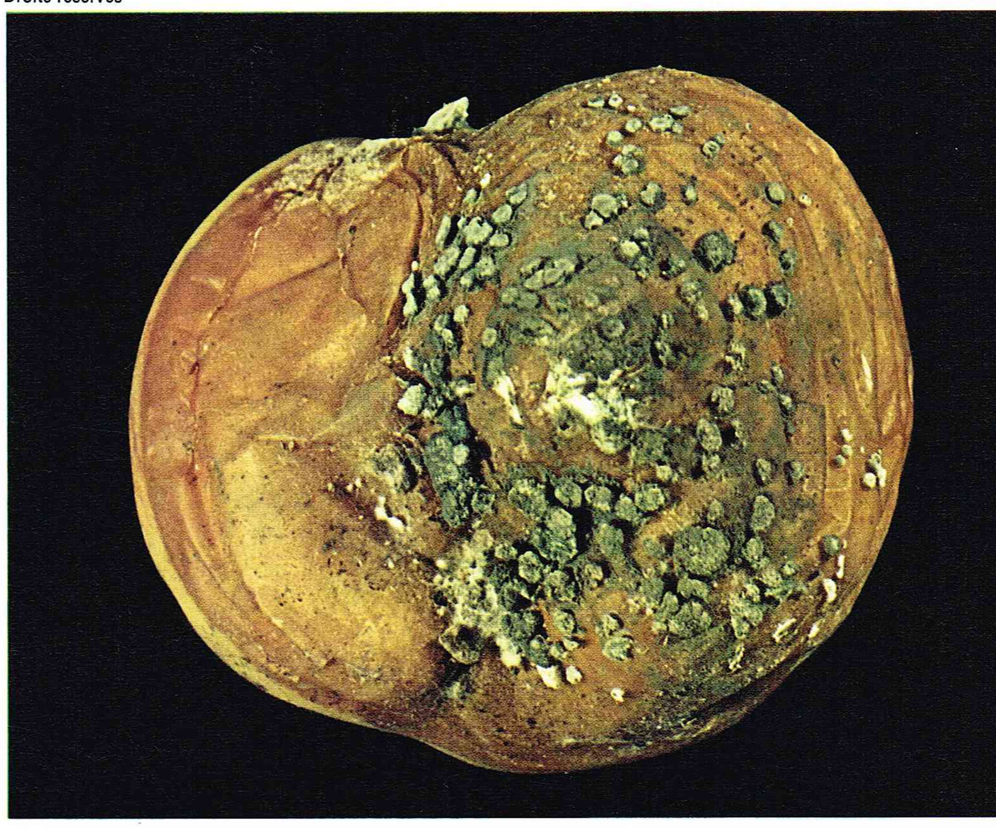
H. Chaumeton - Jacana



Muséum national d'histoire naturelle - Laboratoire de cryptogamie



Droits réservés



▲ **Penicillium pansum** *est la moisissure la plus fréquente sur les pommes entreposées.*

◀ *Sous le nom de* **Coremium vulgare** *(le genre* **Coremium** *désignant plus particulièrement les* **Penicillium** *stilbacés), Corda (1840) analyse finement « ces belles formations souvent fantastiques des Mucédinées ».*

moins élaborées qui les portent. Jusqu'à présent, seul le système de Saccardo (1884-1886) couvre l'ensemble des *Fungi imperfecti* (considérés comme une classe des Eumycètes). Quoique sujet à critique, il reste valable au niveau des coupures fondamentales, qui déterminent quatre ordres : *Sphæropsidales* (les conidies sont formées à l'intérieur d'un conceptacle ou *pycnide* qui s'ouvre à maturité par un ostiole, par une fente ou par une déchirure de la paroi) ; *Mélanconiales* (le plus souvent inféodées aux Végétaux, elles produisent leurs spores sur des stromas aplatis, ou *acervules*, sous-cuticulaires, découverts par la rupture de l'épiderme de l'hôte) ; *Hyphomycétales* (les spores se forment librement sur les filaments mycéliens épars ou agrégés) ; *Mycelia sterilia* (dépourvus d'organes de multiplication spécialisés).

Actuellement, on sépare des autres Champignons imparfaits les formes unicellulaires bourgeonnantes (Levures imparfaites) ou *Blastomycètes*, et l'on regroupe les Champignons à sporocarpes *(Sphæropsidales* et *Mélanconiales)* dans la classe des *Cœlomycètes*, opposés aux *Hyphomycètes* à thalle entièrement mycélien.

BLASTOMYCÈTES

Les Levures imparfaites sont pour la plupart *(Cryptococcales = Pseudosaccharomycétacées)* indiscernables de la forme végétative des Saccharomycétacées ; elles se multiplient par bourgeonnement, et peuvent former un pseudo-mycélium (genre *Candida*) ou un mycélium typique produisant des blastospores *(Trichosporon) ;* toutefois les affinités des *Cryptococcus* seraient auprès des Trémellales, et certains *Rhodotorula* sont des formes imparfaites de *Rhodosporidium*, Levures saprophytes dont le cycle biologique est analogue à celui des Ustilaginales. Aux *Cryptococcales* appartiennent bon nombre de Levures saprophytes, dont le *Torulopsis utilis*, cultivé industriellement comme Levure alimentaire, mais aussi des espèces pathogènes de l'homme et des Animaux : *Candida albicans*, agent du « muguet » et d'autres formes de candidose, l'une des affections fongiques les plus fréquentes ; *Cryptococcus neoformans*, agent d'une blastomycose qui peut être mortelle.

Les *Sporobolomycétales*, ou Levures-miroirs, saprophytes, souvent riches en pigments caroténoïdes, se reproduisent par bourgeonnement, et aussi par l'émission de *ballistospores* qui les apparentent aux Basidiomycètes, et plus précisément aux Trémellales.

HYPHOMYCÈTES

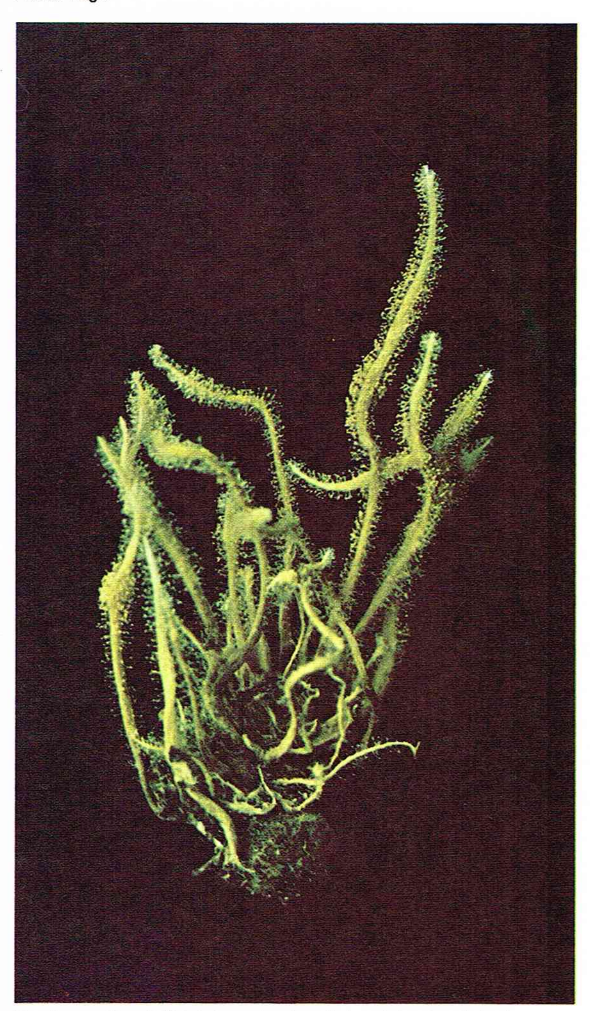
C'est de beaucoup le groupe le plus vaste (un millier de genres) et le plus diversifié de Champignons imparfaits. On y classe à présent les *Mycelia sterilia (Agonomycétales)*, dépourvus de spores, qui peuvent être des formes mycéliennes d'Asco- ou de Basidiomycètes, ou d'autres Champignons imparfaits ; ce sont surtout des Champignons du sol, dont la pérennité est assurée par des chlamydospores, des bulbilles (genre *Papulospora*) ou des sclérotes. Certaines espèces de *Rhizoctonia* et de *Sclerotium* sont des pathogènes sévères de plantes cultivées.

La plupart des Hyphomycètes produisent des conidies qui sont soit des éléments préexistants du thalle qui se segmente et se différencie *(arthrospores = arthroconidies)*, soit des éléments néo-formés *(conidies vraies)*. Ces spores sont de formes et de dimensions variées, uni- ou pluricellulaires, portées directement par le mycélium végétatif (micronémés) ou sur des hyphes spécialisées *(conidiophores)* supportant des *cellules sporogènes*, l'ensemble constituant un *appareil conidien* (macronémés). Chez les *Hyphomycétales*, les appareils conidiens sont librement répartis sur le mycélium, alors que, chez les *Stilbellales*, les conidiophores sont dressés en faisceaux plus ou moins serrés *(synnémas* ou *corémies) ;* chez les *Tuberculariales*, la base des conidiophores est condensée en coussinets pseudo-stromatiques ou *sporodochies*. Dans les trois ordres (ou familles, selon les auteurs), la coupure classique en Moniliacées, de teinte claire ou vivement colorées, et en Dématiacées, à mycélium et — ou spores mélanisées, est maintenue, mais on tient surtout compte à présent, pour délimiter les genres, du mode de développement des conidiophores et du fonctionnement de la cellule sporogène. La nature de la paroi sporale permet d'introduire une coupure entre les formes à conidies sèches *(Xérosporées)* et les formes à spores muqueuses ou gluantes *(Gloïosporées) ;* cette distinction ne conduit pas à un système de classification cohérent, mais sa signification biologique est importante : les spores sèches sont dispersées par le vent, alors que les



Photo Vegh

▲ *Sur cette microphotographie d'une préparation de* Coryneum beijerincki *(Hyphomycétales), parasite de l'abricot, on observe les conidies brunes dispersées sur le mycélium.*



Muséum national d'histoire naturelle - Laboratoire de géologie

▶ *Une Stilbellale exotique,* Stilbothamnium nudipes, *dont les longues corémies jaune d'or émergent des fruits pourrissant sur le sol, en forêt tropicale.*

Page ci-contre :
▶ *Coupe dans un chancre du poirier montrant les pycnides érumpentes de la Sphæropsidale parasite* Phacidiopycnis furfuracea. *(en bas, à gauche).*

spores gluantes sont véhiculées par les Insectes ou projetées par les gouttes de pluie; cela intéresse aussi bien l'épidémiologie des maladies parasitaires que la contamination par les moisissures.

Les conidies sont, en règle générale, des éléments reproducteurs, des moyens de dispersion ou de conservation. Cependant, certains Ascomycètes produisent sur des appareils conidiens de type normal des *microconidies,* qui jouent le rôle d'éléments fécondants, et les *oïdies* des Basidiomycètes assurent de la même façon la dicaryotisation du mycélium primaire.

CŒLOMYCÈTES

Ces Deutéromycètes produisent des conidies par des mécanismes analogues à ceux des Hyphomycètes, mais sur ou dans des organes de fructification différenciés. Les deux types fondamentaux d'ascocarpes (périthèce des Pyrénomycètes, apothécie des Discomycètes) ont leurs homologues dans les sporocarpes des *Fungi imperfecti : pycnides* des Sphæropsidales, *acervules* des Mélanconiales. Les pycnides offrent une même diversité morphologique que les ascothécies : conceptacles à paroi dure et sombre, ou charnue et de teinte claire; déhiscence ostiolaire, ou par une fente ou une déchirure de la paroi. Bon nombre d'Ascomycètes produisent, avant leurs fructifications ascosporées et parfois dans le même stroma, une fructification imparfaite de type *Sphæropsidale : Ascochyta* ou *Septoria* dans le cycle des *Mycosphaerella, Phoma lingam,* forme conidienne de *Leptosphaeria maculans, Polystigmina,* forme conidienne des *Polystigma,* etc. Toutefois, on peut observer des conceptacles analogues à des pycnides qui produisent des spores de très petite taille, incapables de germer; il s'agit alors de spermogonies contenant des gamètes mâles ou spermaties.

Les *Mélanconiales,* dont les acervules sont, en principe, sous-cuticulaires ou sous-épidermiques, sont fréquemment parasites des Végétaux qui les supportent; elles aussi représentent souvent des formes imparfaites d'Ascomycètes : les *Colletotrichum* appartiennent au cycle des *Glomerella, Melanconium* est lié aux *Melanconis, Cryptosporiopsis malicorticis (= Gloeosporium perennans),* agent de chancre du pommier, a pour forme parfaite un *Pezicula,* etc.

Les Champignons imparfaits jouent un rôle important dans la nature et dans l'économie humaine. Beaucoup de parasites des plantes cultivées sont des *Sphæropsidales* (divers *Septoria,* des *Phoma, Coniothyrium diplodiella,* agent du rot blanc de la vigne), des *Mélanconiales* (*Colletotrichum* et *Gloeosporium,* responsables des anthracnoses et de pourritures sèches) ; de multiples affections plus ou moins sévères, ou des atteintes secondaires d'organes affaiblis ou malades, sont dues à des Hyphomycètes : *Fusarium, Cercospora, Alternaria, Drechslera, Cladosporium,* etc. ; les Ascomycètes parasites ont souvent une phase conidienne qui assure activement la dissémination de la maladie pendant la période de végétation.

L'homme et les Animaux sont également sujets à des maladies d'origine fongique dont les agents sont des Deutéromycètes : *Trichophyton* et autres dermatophytes liés aux teignes, *Aspergillus fumigatus,* responsable de graves affections pulmonaires; les spores de moisissures, présentes dans l'atmosphère, sont parfois la cause de réactions allergiques. Beaucoup de Champignons parasites ont une phase saprophytique asexuée, qui assure la pérennité de l'espèce en l'absence momentanée de l'hôte électif; ils végètent sur les débris végétaux ou animaux, et surtout dans le sol, réservoir inépuisable de Champignons imparfaits. Ce qui a été dit de l'activité biologique des Champignons du sol et de leur rôle fondamental dans l'équilibre des milieux naturels s'applique tout particulièrement aux Deutéromycètes.

Un grand nombre de Micromycètes imparfaits peuvent être cultivés sur des milieux artificiels. L'expérimentation au laboratoire permet, non seulement de préciser les connaissances théoriques sur ces micro-organismes, mais aussi d'exploiter industriellement leurs aptitudes métaboliques, qui sont considérables, pour l'obtention de produits utiles, voire indispensables, des fromages aux acides organiques et aux antibiotiques.

Droits réservés

BIBLIOGRAPHIE

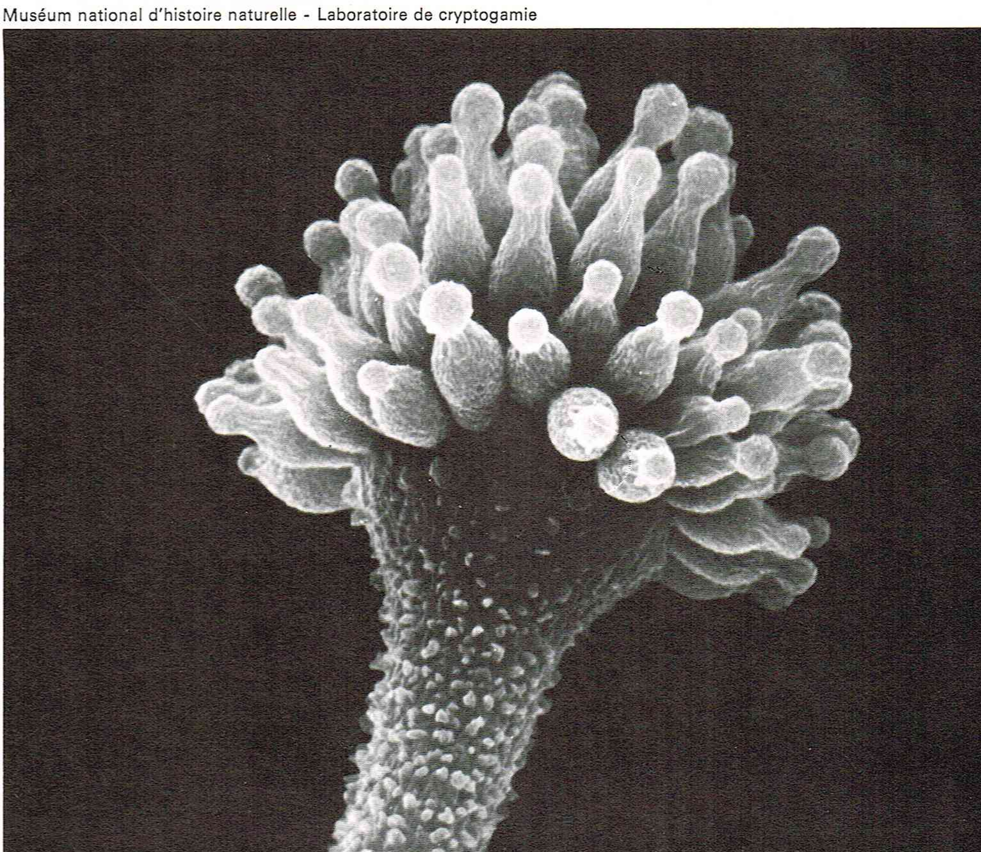
AINSWORTH G. C., *Dictionary of the Fungi*, 6e éd., Kew, 1971. - BARNETT, H. L., *Illustrated Genera of Imperfect Fungi*, 3e éd., Minneapolis, 1972. - CHADEFAUD M., *les Végétaux non vasculaires*, in CHADEFAUD M. & EMBERGER L., *Traité de botanique, t. I*, Paris, 1960; *Champignons*, in GRASSE P. P., *Précis de sciences biologiques. Botanique*, Paris, 1963. - DENNIS R. W. G., *British Ascomycetes*, Lehre, 1968. - HEIM R., *Champignons d'Europe*, 2e éd., Paris, 1969. - LANGERON M., *Précis de mycologie*, Paris, 1945. - MARTIN G. W. & ALEXOPOULOS C. J., *The Myxomycetes*, Iowa, 1969. - MOREAU F., *les Champignons*, Paris, 1952. - SMITH G., *An Introduction to Industrial Mycology*, 6e éd., Londres, 1969. - SPARROW F. K., *Aquatic Phycomycetes*, 2e éd., Ann Arbor, 1960. - WEBSTER J., *Introduction to Fungi*, Cambridge, 1970. - ZYCHA H., SIEPMANN R. & LINNEMANN G., *Mucorales*, Lehre, 1969.

▲ **Alternaria solani** ***(Hyphomycétales) est une moisissure d'un noir velouté qui attaque fréquemment les tomates.***

▼ ***Une tête conidienne isolée de*** **Stilbothamnium nudipes** ***(ressemblant à un*** **Aspergillus*****), photographiée au microscope électronique à balayage.***

Droits réservés

Muséum national d'histoire naturelle - Laboratoire de cryptogamie





Atlas Photo

▲ *Remarquables réussites biologiques, les Lichens — associations de Champignons et d'Algues — ont pu conquérir les milieux les plus variés. Ici, thalle d'*Evernia prunastri *sur une haie.*

LES LICHENS

Les Lichens sont très répandus dans la nature. Ayant des besoins modestes, ils colonisent des milieux particulièrement inhospitaliers, roches, écorces, terre nue, et se présentent sous forme de taches ou de croûtes, de lames foliacées, de lanières ou de filaments dressés ou pendants.

Les Lichens ne constituent pas un groupe systématique, comparable à celui des Algues ou des Mousses, mais un groupe biologique où sont réunis des Champignons qui offrent la particularité de former avec des Algues microscopiques, terrestres ou épiphytes, des associations symbiotiques spécifiques, stables, reproductibles et apparemment obligatoires qui aboutissent à la formation de thalles bien visibles. Ceux-ci, formés pour l'essentiel par les hyphes du Champignon, entre lesquelles sont logées les cellules de l'Algue, résultent de la croissance synchrone et équilibrée des deux constituants. Souvent complexes, ils diffèrent morphologiquement du mycélium apparemment non structuré des Champignons non lichénisants.

En pratique, le terme de Lichens désigne les associations lichéniques elles-mêmes et les thalles qu'elles forment. L'élément fongique est alors appelé le mycosymbiote ou mycobionte, l'élément algal, phycosymbiote ou phycobionte.

Découverte de la nature des Lichens

Linné (1753) classe les Lichens, dotés d'un thalle, parmi les Algues, avec les Hépatiques. Acharius (1798) les en sépare en soulignant la ressemblance de leurs organes reproducteurs avec ceux des Ascomycètes. Toutefois, à cause de leur thalle, il fait des Lichens un groupe particulier de Cryptogames, intermédiaire entre les Algues et les Champignons. Wallroth (1827) découvre que les thalles des Lichens sont constitués d'hyphes incolores et de cellules vertes. Il identifie celles-ci avec des Algues aériennes, Chlorophycées et Cyanophycées, mais, ayant remarqué qu'elles sont attachées aux hyphes, il en conclut qu'elles sont engendrées par celles-ci. Il les interprète comme des cellules reproductrices, capables de donner selon les circonstances soit des thalles parfaits, soit des colonies algales. Il les baptise gonidies, nom toujours en usage. En 1866, De Bary suggère que certains « Lichens » pourraient n'être que des Algues envahies par des hyphes de Champignons parasites. Selon lui, l'*Ephebe lanata*, aux très fines ramifications, serait ainsi un *Stigonema*, Cyanophycée filamenteuse, parasité par un Ascomycète ; les *Collema* seraient de même des *Nostoc* et les *Graphis* des croûtes de *Trentepohlia*, envahis par des Discomycètes parasites. Toutefois, c'est au Suisse Schwendener (1869) que revient le mérite, après des observations minutieuses, d'étendre, en les reformulant, les vues de De Bary à l'ensemble des Lichens qu'il définit comme étant des Champignons parasites d'Algues. Reinke (1896) critique le terme de parasite qui, selon lui, ne rend pas compte du remarquable équilibre et des particularités des associations lichéniques. A la notion de parasitisme, il propose de substituer celle de symbiose.

Grands groupes de Lichens. Les Lichens ont toujours pour élément fongique soit un Ascomycète (ce sont les Ascolichens), soit un Basidiomycète (ce sont les Basidiolichens), soit un Hyphomycète (ce sont les Hypholichens) : on ne connaît à l'état lichénisé ni Zygomycète ni Phycomycète, ni Myxomycète, ni Trichomycète.

ASCOLICHENS

Très nombreux, ils comptent près de vingt mille espèces, dont les plus communes. Ils représentent près de la moitié de l'ensemble des Ascomycètes, de sorte qu'on peut s'étonner du peu d'intérêt que leur portent généralement les mycologues.

Nous étudierons tour à tour : a) les Ascomycètes lichénisants et leurs rapports avec les Ascomycètes non lichénisants ; b) les Algues lichénisantes ; c) l'association lichénique et, notamment : sa spécificité, les rapports des constituants entre eux et les essais de synthèse ; le

thalle, sa structure, son mode de développement, sa reproduction ; le chimisme et la biologie des Ascolichens ; leur classification.

Ascomycètes lichénisants

Les Ascomycètes lichénisants sont toujours des Euascomycètes dont les asques, typiques, sont produits dans des formations spéciales, les ascocarpes. Ils sont surtout connus par leur étude directe dans le thalle, notamment en ce qui concerne l'appareil reproducteur ; toutefois, un petit nombre d'entre eux ont été isolés à partir de spores ou de fragments d'hyphes et obtenus en culture pure, ce qui a fourni d'autres indications, notamment d'ordre biologique.

Cycle de reproduction

Il n'existe pas de différences fondamentales entre les Ascomycètes lichénisants et les autres Ascomycètes. En particulier, le cycle de reproduction est le même.

L'appareil végétatif appartient au gamétophyte : il porte l'appareil reproducteur femelle et des filaments conidiogènes qui sont peut-être les appareils reproducteurs mâles.

L'appareil femelle ou appareil ascogonial n'engendre pas de gamètes libres : ce sont certains de ses éléments, les cellules ascogoniales, qui en tiennent lieu.

Ces cellules engendrent sur place un prosporophyte réduit, resté longtemps inaperçu, qui donne à son tour naissance à un ascosporophyte dicaryotique, c'est-à-dire à noyaux haploïdes accouplés. Il se développe lui aussi sur place, en parasite sur le gamétophyte, dans les ascocarpes produits par celui-ci. L'ascosporophyte engendre les asques diploïdes qui sont des tétrasporocystes, où, après méiose, se forment les ascospores. Haploïdes, celles-ci donnent naissance, en germant, à de nouveaux gamétophytes. La diplophase est réduite à l'asque.

Appareil végétatif. A l'état lichénisé, l'appareil végétatif est constitué par les hyphes du thalle. Caractéristique de l'association lichénique, il ne s'édifie totalement qu'en présence d'Algues et sera étudié plus loin.

En culture pure, le mycosymbiote forme de petites colonies compactes, épaisses, à croissance très lente. D'abord floconneuses, elles se structurent ensuite et sont dès lors formées d'une couche corticale garnie ou non d'hyphes aériennes, d'une couche lacuneuse et d'une couche médullaire. Elles s'enfoncent dans le milieu ou s'étalent sur celui-ci ; plus rarement, elles tendent à se redresser. Elles présentent de nombreuses variantes sans doute spécifiques (Werner, 1932).

Cytologie. Les hyphes ont une paroi épaisse, formée d'osides divers dont certains se retrouvent chez les Ascomycètes non lichénisants, par exemple le mannose, la callose et la chitine auxquels il convient d'ajouter deux osides particuliers : la lichénine et l'isolichénine.

Les hyphes peuvent s'unir pour former différents types de plectenchyme. Dans les thalles, et notamment dans les hyphes en contact avec les gonidies, s'observent en microscopie électronique des *corps ellipsoïdaux* de nature et de fonction encore non élucidées.

Appareil conidiogène et appareil mâle. En culture pure, le mycosymbiote engendre des conidies produites par des hyphes aériennes et des arthroconidies formées par désarticulation d'hyphes mycéliennes. De plus, le *Cladonia cristatella* engendre des microspores produites dans des pycnides semblables à celles des thalles. Hale (1957) a identifié les conidies brunes du mycosymbiote du *Buellia stillingiana* avec celles de l'Ascomycète imparfait : *Sporidesmium folliculatum*.

Dans les thalles, les Ascomycètes lichénisants engendrent parfois des conidies (*Peltigera, Gyalecta,* Caliciacées), mais plus généralement des microconidies de forme variée. Chez les Caliciacées, il s'agit d'arthroconidies ; chez quelques rares Collémacées, de spores naissant isolément sur les hyphes. Dans tous les autres cas, elles se forment à l'intérieur de *pycnides,* petites formations creuses, s'ouvrant par un ostiole étroit : chez les Lichens, mucédies, acervules et sporodochies à face externe conidiogènes sont en effet inconnues.

Les filaments conidiogènes peuvent être libres, simples ou ramifiés, ou encore anastomosés en réseau. Les cellules sporogènes sont tantôt latérales et allongées (c'est le type exobasidié), tantôt intercalaires et non différenciées (c'est le type endobasidié). Les conidies, toujours exogènes, sont sessiles ou pourvues d'un style : elles ne se forment jamais au fond d'un goulot ou d'une collerette, comme c'est souvent le cas chez les Ascomycètes non lichénisants.

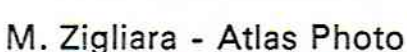
Certains auteurs considèrent les conidies et les microconidies comme des spores asexuelles. D'autres pensent qu'elles pourraient être des gamètes mâles, fonctionnels ou non. *Il n'y a pas chez les Lichens de filaments parascogoniaux* (appareil mâle qui n'engendre pas de gamètes, mais tient lieu lui-même d'élément fécondant).

Appareil ascogonial (= appareil femelle). Chez les Lichens, les filaments ascogoniaux sont toujours du type filamenteux, c'est-à-dire constitués par un très grand



Atlas Photo

▲ *L'association lichénique aboutit à la formation de thalles qui diffèrent morphologiquement des mycéliums des Champignons non lichénisants.*



M. Zigliara - Atlas Photo



▼ *La plupart des Lichens sont constitués par des Euascomycètes dont les asques sont produits dans des ascocarpes (en rouge et noir sur ce cliché).*



J. Vasserot - Jacana

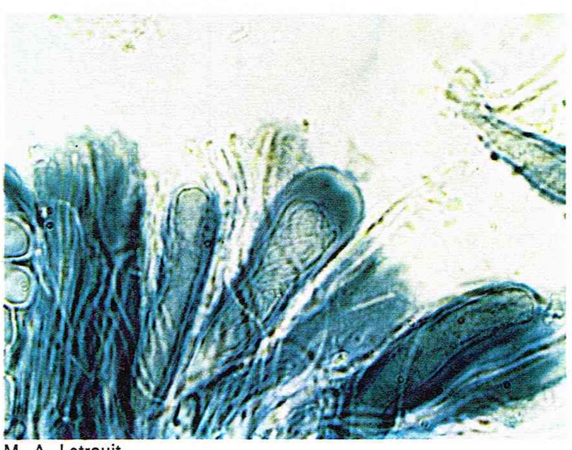
▲ *Il n'y a pas de différence fondamentale entre les cycles de reproduction des Ascomycètes lichénisants et non lichénisants. Chez les Lichens, ici* Peltigera canina, *le thalle représente l'appareil végétatif.*

nombre de cellules, en général uninucléées et isodiamétriques, plus rarement *(Peltigera)* gonflées et plurinucléées. Ils sont souvent ramifiés et groupés en appareils ascogoniaux complexes.

Stromas. Chez les Ascomycètes non lichénisants, les filaments ascogoniaux s'édifient tantôt directement sur le mycélium, tantôt dans des stromas. Chez les Lichens, ils se forment dans le thalle, parfois dans une portion à peine différenciée de celui-ci : le primordium. Chez quelques Pyrénolichens (Trypéthéliacées), les ascocarpes adultes sont réunis à plusieurs dans des formations particulières à aspect de stromas. Celles-ci toutefois se développent secondairement, autour des ascocarpes déjà formés, et ne sont donc pas homologues aux stromas des Ascomycètes non lichénisants (Johnson, 1940). Il n'y aurait donc pas chez les Lichens de stromas *stricto sensu*, le thalle ou le primordium en tiendrait lieu.

L'appareil sporophytique. Le *prosporophyte* est réduit mais généralement reconnaissable. L'*ascosporophyte* est souvent pourvu d'une partie primaire formée de cellules uninucléées et sans doute apogame, et d'une partie secondaire dicaryotique.

Les asques. La forme des asques, la structure de leur paroi et des différenciations apicales de celle-ci, leur mode de déhiscence sont des caractères largement utilisés en systématique.



M. A. Letrouit

▶ *Les Ascomycètes lichénisants sont en majorité des archæascés dont les asques ont une paroi épaisse et sont colorables en bleu par l'iode.*

Chez les Ascolichens, les asques sont généralement claviformes, mais parfois ils ont une forme plus particulière : asques globuleux (Arthoniacées), asques cylindriques (Caliciacées et Bæomycétacées), asques en bouteille (Thélocarpacées). Leur paroi ne diffère pas fondamentalement de celle des autres Ascomycètes. Elle est formée en principe d'une couche externe mince *(l'exoascus)* et d'une couche interne *(l'endoascus)* dont l'épaisseur varie selon les groupes. Il peut s'y ajouter un film interne transitoire. Au sommet de l'asque, ces couches se modifient et forment l'*appareil apical* dont la structure, variable, est utilisée en systématique. Les pièces essentielles en sont le *dôme apical* dérivé de l'endoascus et dans lequel peuvent se différencier des anneaux amyloïdes ou chitinoïdes, et la *nasse apicale*, formée de bâtonnets anastomosés, en relation avec l'épiplasme et logée dans une cavité creusée à la base du dôme apical.

A de rares exceptions près (Caliciacées, Thélocarpacées), les asques des Lichens ont un endoascus épais. Ils appartiennent à deux types principaux : le type bituniqué et le type archæascé. Le *type bituniqué* s'observe chez les Pyrénolichens et les Graphidales à paraphysoïdes. Il caractérise aussi les Pyrénomycètes ascoloculaires et quelques Discomycètes de la famille des Patellariacées. Dans ce type, la paroi de l'asque a un endoascus épais qui forme un dôme apical lamelleux ni amyloïde, ni chitinoïde. Il est creusé d'une chambre oculaire où est logée une nasse. Lors de la déhiscence, très caractéristique, l'exoascus se rompt et l'endoascus en jaillit, entraînant le contenu ascal. Le *type archæascé* (Chadefaud et Galinou, 1953) caractérise les Lichens de l'ordre des Lécanorales : chez les Ascomycètes non lichénisants, il n'est connu que chez quelques rares Patellariacées *(Karshia)*. Dans ce type, l'exoascus est recouvert d'un gélin amyloïde; l'endoascus est épais et double; de sa couche interne dérive le dôme apical. Celui-ci, lamelleux et amyloïde, peut contenir des différenciations plus ou moins fortement colorées dont la forme varie avec les familles. Il peut y avoir une nasse apicale. La déhiscence est rarement du type bituniqué. Plus souvent, elle est bivalve (l'exoascus se fend longitudinalement, l'endoascus n'en jaillit pas) ou en rostre (seul le dôme s'allonge hors de l'exoascus; il n'entraîne pas le contenu ascal). Le type archæascé rappelle à la fois le type bituniqué, à cause de son endoascus épais, et le type annellascé, à cause des différenciations souvent complexes du dôme. C'est pourquoi on peut penser qu'il est peut-être archaïque. A côté de ces types principaux, on en trouve quelques autres plus rares : asques à paroi évanescente des Caliciales, asques à gros bouchon apical légèrement chitinoïde des Graphidales à paraphyses, et semblables à ceux des Discomycètes hélotiales, asques à paroi mince et bouchon apical réduit des *Baeomyces* rappelant, sauf l'absence d'entonnoir membraneux, ceux des *Leotia*.

On remarquera que, chez les Ascolichens, on n'a observé à ce jour *ni asques operculés*, comparables à ceux des Pezizales, *ni asques annellascés stricto sensu* (asques à paroi mince, à dôme réduit, jamais amyloïde, mais contenant un anneau très net).

Les ascospores. Les asques contiennent généralement huit spores, mais il peut y en avoir une seule ou plusieurs centaines (Acarosporales). Leur taille varie de quelques microns à plus de 300 μ (*Pertusaria* sp.). Les ascospores sont parfois bicellulaires (Caloplacales, etc.), ce qui serait, selon Chadefaud (1960), le cas fondamental; le plus souvent, elles sont unicellulaires, et alors ellipsoïdales ou septées avec un plus ou moins grand nombre de cloisons transversales; elles sont parfois muriformes.

La paroi des ascospores est hyaline ou brune, souvent mince, parfois épaisse et complexe (*Pertusaria*, *Buellia*, etc.). Chez les Graphidacées *stricto sensu* et les Pyrénulacées, les cloisons transversales sont épaisses et biconcaves. Chez les Caloplacacées, à spores hyalines binucléées, la cloison transversale est épaisse mais incomplète : un canal unit les logettes polaires (spores polariculaires). Les spores ornementées sont exceptionnelles *(Solorina)*. Enfin on ne connaît pas de spores à sillon germinatif.

Les ascocarpes. Ce sont les formations gamétophytiques dans lesquelles naissent les asques. Ils sont composés de trois parties : l'*hyménium*, formé par les asques auxquels se mêlent ou non des filaments stériles (fila-

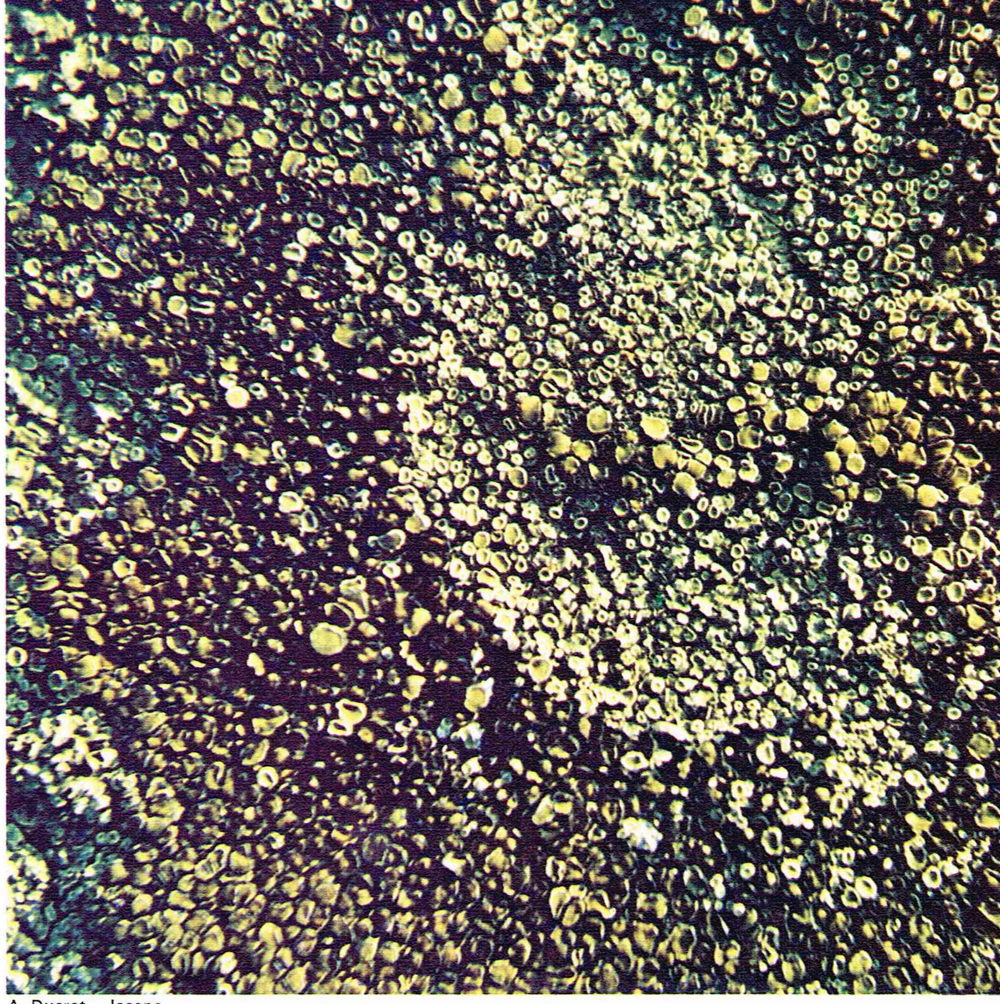
ments interascaux ou paraphyses *lato sensu*) ; le *sous-hyménium* où est localisé l'appareil sporophytique; l'*excipulum* constitué uniquement d'hyphes gamétophytiques stériles.

Selon leur mode de développement, on distingue trois types de filaments interascaux : les *paraphyses vraies* qui, libres entre elles, naissent du sous-hyménium et poussent vers le haut; les *pseudo-paraphyses* qui naissent au-dessus des asques aux dépens d'une cloche sus-hyméniale et s'allongent vers le bas : elles sont exceptionnelles chez les Lichens; les *filaments paraphysoïdes*, attachés à leurs deux extrémités et qui dérivent du réseau paraphysoïde carpocentral, comme nous le verrons plus loin. Chez les Caliciales, lichénisantes ou non, l'hyménium est réduit à une masse pulvérulente. Chez les *Umbilicaria* du groupe *Gyrophora*, il est localisé sur des rides contournées de la face supérieure de l'ascocarpe.

Chez les Lichens, l'excipulum peut avoir un aspect thallin : il est alors dit *lécanorin*. Dans les autres cas, il est dit *lécidéin*.

D'après leur forme, on distingue chez les Lichens comme chez les Ascomycètes non lichénisants deux types d'ascocarpes : les *périthèces*, petites formations creuses à l'intérieur desquelles se forment les asques et qui s'ouvrent par un pore étroit, l'ostiole; les *apothécies*, généralement circulaires, dont la face supérieure porte les asques. Les *lirelles* sont des apothécies particulières, allongées ou ramifiées. Les périthèces caractérisent les Pyrénolichens, les apothécies, les Discolichens.

L'ontogénie des ascocarpes. Les ascocarpes, même s'ils sont du même type morphologique, ne se développent pas tous de la même façon, et on attache maintenant une grande importance à ces différences. Chez les Lichens, le développement des ascocarpes suit les mêmes étapes que chez les espèces non lichénisantes et on y retrouve les mêmes formations fondamentales. Il débute par la mise en place d'un *primordium* qui, chez les Lichens, est presque toujours plexiforme. De ce primordium dérive une *ébauche primaire* formée d'une *enveloppe* et d'un *carpocentre*. Ce dernier est divisé en : un *ménisque sous-hyménial* qui peut engendrer des paraphyses vraies; une *cloche sus-hyméniale* d'où naissent les pseudo-paraphyses, interascales ou non; un *réseau paraphysoïde* unissant les deux, d'où dérivent, s'il persiste, les filaments paraphysoïdes interascaux. A ces formations primaires s'ajoutent des formations secondaires, les unes *préparathéciales* et dérivées selon le cas du stroma, du thalle ou de l'ébauche primaire, les autres *parathéciales* et issues de la ramification et de l'allongement d'hyphes divariquées, ce qui leur donne un aspect cladomoïde (structure en jet d'eau).

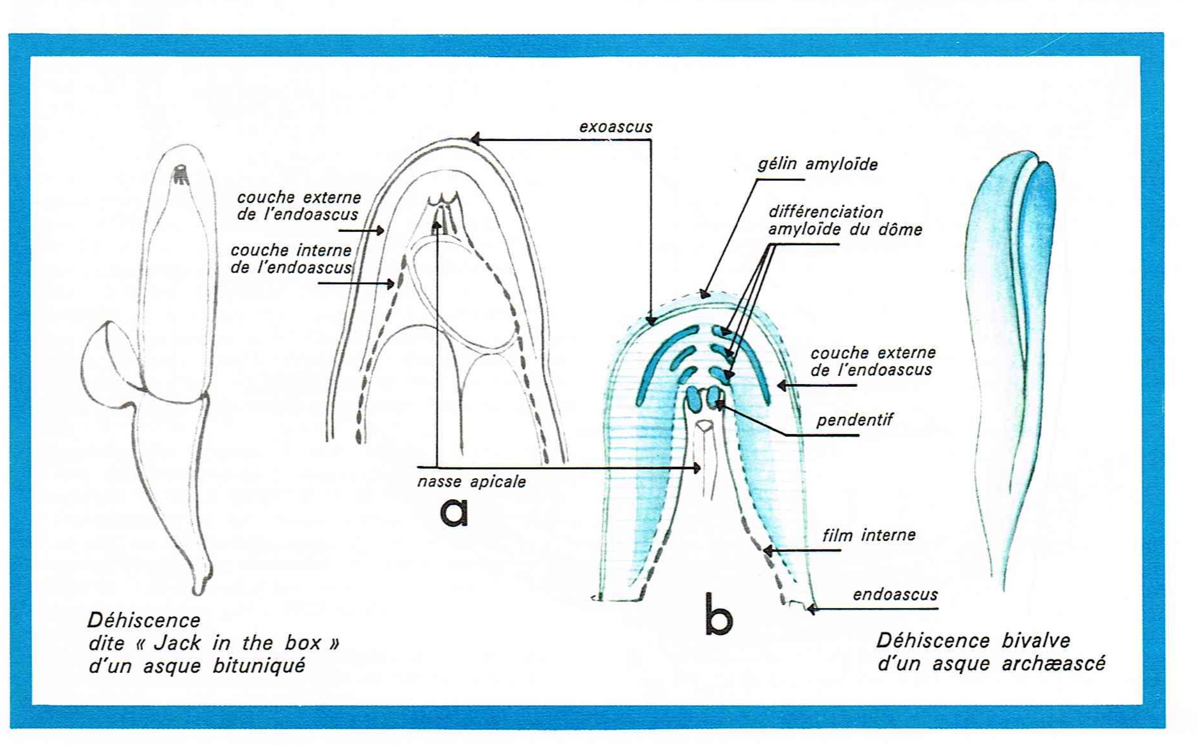


A. Ducrot - Jacana

▲ ***Les apothécies sont des ascocarpes en forme de coupes qui portent les asques à leur face supérieure. Chez les*** **Lecanora**, ***elles sont limitées par une marge thalline de même nature que le thalle (apothécie lécanorine).***

En réalité, on note de nombreuses variantes qui permettent de définir des types ontogéniques et qui tiennent à ce que toutes ces formations n'apparaissent pas toujours, que certaines peuvent n'être que transitoires et que leur structure varie. Chez les Lichens, le développement des ascocarpes est encore très imparfaitement connu, de sorte qu'on ne peut avoir qu'une vue très fragmentaire de leurs différents types ontogéniques.

Chez les Pyrénolichens, trois types ont été décrits (Janex-Favre, 1970) : *un type ascoloculaire à primordium stromatoïde et longues pseudo-paraphyses interascales*, connu chez deux *Arthopyrenia* seulement et qui diffère du type *Pleospora* des Pyrénomycètes non lichénisants par la structure du carpocentre, non formé de



◀ ***Deux grands types d'asques des Ascomycètes lichénisants : a : type bituniqué nassascé; b : type archæascé.***

cellules nourricières; *un type ascoloculaire à pseudo-paraphyses courtes* à allure de périphyses (diverses Verrucariacées) qui n'a pas d'équivalent chez les Ascomycètes non lichénisants et qui se caractérise, entre autres choses, par son primordium plexiforme; *un type ascohyménial,* lui aussi connu exclusivement chez les Lichens (Pyrénulacées sp.), *à primordium plexiforme, à paraphyses vraies et enveloppes secondaires non parathéciales.* D'autres types sont sans doute à découvrir.

Chez les Discolichens, deux types principaux sont connus (Letrouit-Galinou, 1966). Dans le type *graphidien* (celui des Graphidales *lato sensu*), le primordium, plexiforme, s'accroît par sa marge tandis que sa partie centrale se différencie en une ébauche primaire qui tient lieu d'apothécie adulte. Les filaments interascaux sont tantôt des paraphysoïdes, tantôt des paraphyses vraies. Dans certains cas, la zone de croissance est localisée en un, deux ou quelques points de sorte que l'apothécie se transforme en une lirelle allongée ou étoilée. Le type *lécanorien* est celui des Lécanorales. Il est caractérisé par la mise en place d'un appareil parathécial et montre de nombreuses variantes qui tiennent au développement plus ou moins grand des formations primaires et des formations secondaires préparathéciales. Dans certains cas *(Cladonia, Parmelia)*, l'ébauche primaire est très réduite et des carpocentres secondaires peuvent être mis en place. A côté de ces types principaux, on trouve des types plus particuliers, en général préparathéciens, c'est-à-dire à formations secondaires préparathéciales mais dépourvus d'appareil parathécial *stricto sensu* (cf., par exemple, *Pertusaria, Thelotrema, Lichina, Baeomyces*). Le type graphidien rappelle d'assez près le type *discostromien lenticulaire* décrit par Bellemère (1967) chez les Discomycètes non lichénisants, sauf que, dans ce dernier cas, les apothécies se forment dans des formations stromatiques. Le type lécanorien, mal représenté chez les Discomycètes non lichénisants, est celui de l'ensemble des Lécanorales dont les asques sont, d'autre part, du type archæascé. Le type *discopodien*, si fréquent chez les Discomycètes non lichénisants et caractérisé par la présence d'un discopode dressé au sommet duquel se forme l'appareil parathécial, n'a pas été décrit jusqu'ici chez les Lichens.

Les podétions. Chez divers Lichens, anciennement groupés dans la famille des Cladoniacées, l'hyménium se forme au sommet de digitations d'aspect thallin appelées podétions. Ceux-ci sont de nature diverse. Chez les *Stereocaulon*, ils sont dus à l'allongement de granules thallins; chez les *Baeomyces*, à l'épaississement du plancher de l'ascocarpe.

Les podétions des *Cladonia*, très complexes, appartiennent aussi à l'ascocarpe mais ils se développent différemment.

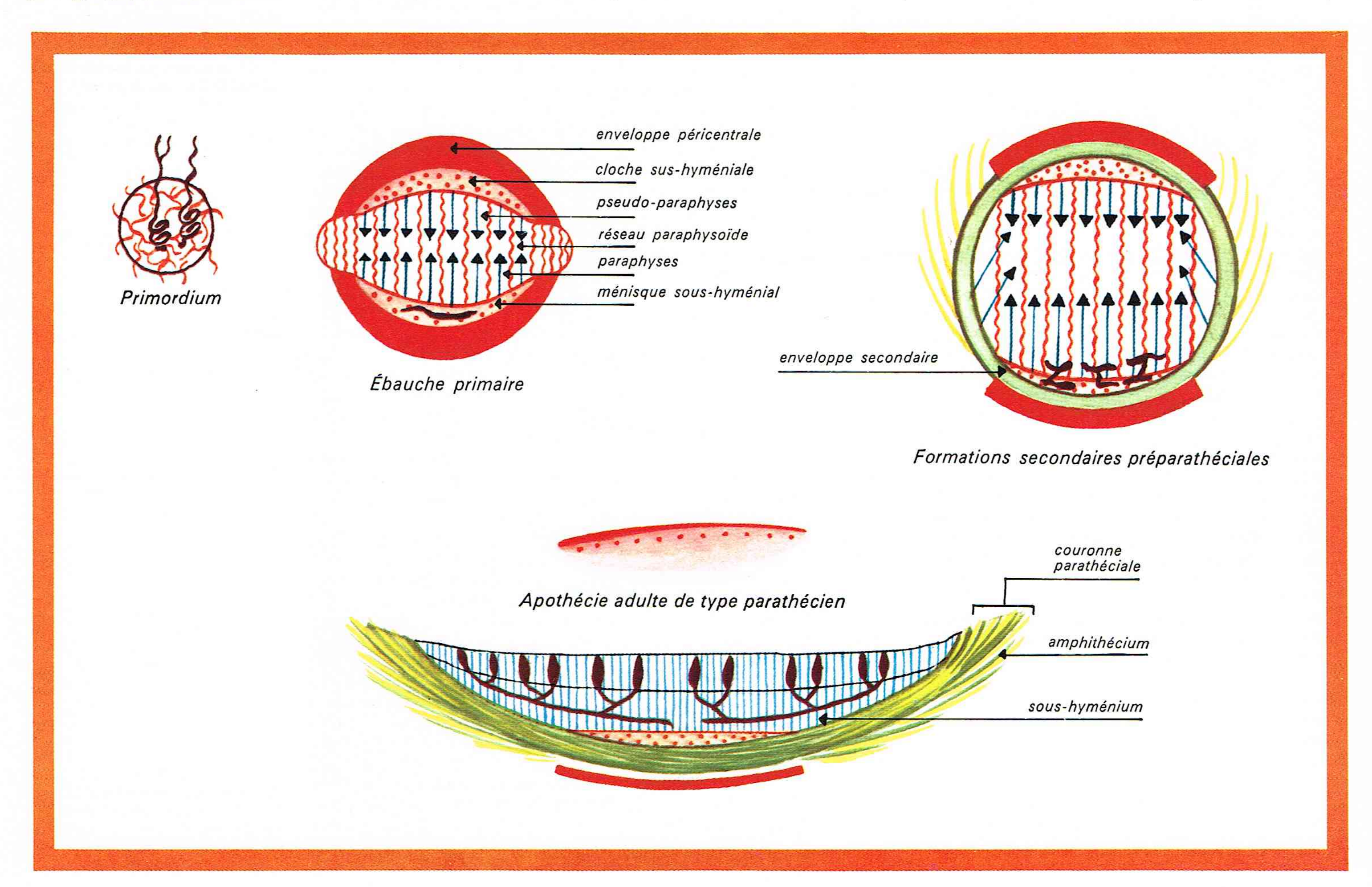
La germination des spores. Les spores sont expulsées lors du dessèchement lent des asques, après une période d'imbibition. Elles sont projetées avec force jusqu'à une vingtaine de centimètres de hauteur. Chez la plupart des espèces, elles sont émises tout au long de l'année, par contre, leur pouvoir germinatif et surtout leur capacité à donner des thalles viables seraient limités dans le temps. Les spores du *Peltigera praetextata* ne germent qu'en présence de substances excrétées par le *Nostoc* symbiote.

Si la biologie et la physiologie des thalles lichéniques ont fait l'objet d'un certain nombre de recherches, celles des Champignons eux-mêmes sont moins connues.

La capacité de se lichéniser est sans aucun doute le trait dominant de ces Ascomycètes. L'association lichénique paraît en effet obligatoire pour la quasi-totalité d'entre eux, et cela paraît vrai même dans les genres où coexistent espèces lichénisantes et non lichénisantes. Toutefois, on cite un cas *(Buellia stillingiana)* où l'Ascolichen aurait une forme imparfaite non lichénisante *(Sporidesmium folliculatum)*.

La physiologie du Champignon dans le thalle est très mal connue. Cependant, on remarque : son aptitude à la reviviscence après passage à l'état de vie ralentie; la vitesse d'absorption de l'eau soit à l'état liquide, soit à celui d'humidité atmosphérique, il s'agit là d'un phénomène passif lié à la structure et à la composition chimique

▼ ***Le développement des ascocarpes varie d'une famille de Lichens à l'autre, mais on y trouve toujours les mêmes séquences fondamentales, qui figurent sur ce schéma.***



des parois (hémicelluloses) ; enfin, on constate la vitesse d'absorption des sels dissous, phénomène vivant cette fois. A l'état de vie ralentie, les Ascomycètes lichénisants résistent remarquablement bien au froid, à la chaleur et à la sécheresse, mieux généralement que l'Algue qui leur est associée.

En culture, les Champignons lichénisants croissent lentement. Relativement tolérants quant à la nature des sources carbonées et azotées, ils auraient, quant au pH, des exigences assez strictes, variables avec les espèces. Certains d'entre eux auraient besoin pour se développer de vitamines, notamment de biotine et de thiamine. Ils excrètent diverses substances. Le mycobionte de *Xanthoria parietina* peut synthétiser la pariétine, celui de *Cladonia cristatella*, l'acide rhodocladonique. Par contre, ni depside ni depsidone, si communs dans les thalles, n'ont été observés dans les cultures du Champignon seul, mais on y a identifié, toutefois, certains précurseurs de ces substances.

Place des Ascomycètes lichénisants

Situer les Ascolichens dans l'ensemble des Ascomycètes est difficile, d'une part parce qu'ils ont longtemps été étudiés séparément, à partir de critères différents, et d'autre part à cause du renouvellement actuel de la systématique des Ascomycètes. Nous ne ferons donc que quelques remarques.

Il existe un très petit nombre de genres ou de familles où se mêlent espèces lichénisantes et non lichénisantes. C'est le cas notamment des Caliciacées où les genres *Roesleria* et *Cyphelium* devraient sans doute être confondus. Cette famille très particulière, de position systématique incertaine, peut-être très évoluée, est caractérisée par ses asques à paroi déliquescente et son hyménium transformé en une masse poussiéreuse. De la même façon, Célidiacées non lichénisantes et Arthoniacées lichénisantes semblent devoir être réunies : il s'agit de Discomycètes lirelliformes à paraphysoïdes et à asques globuleux du type bituniqué. Nannfeldt (1932), enfin, a réuni dans l'ordre des Lécanorales la petite famille non lichénisante des Patellariacées à ascocarpes pérennants, cornés et de type parathécien, à asques bituniqués ou archæascés aux nombreuses familles de Discolichens du même type. Dans cet ordre, les genres *Karschia* et *Buellia*, à spores biloculaires brunes, paraissent très proches. Certaines ressemblances existent aussi, quant au développement des ascocarpes et à la structure des asques, entre les Bæomycétacées et les Léotiales, les Thélotrémacées et les Hélotiales, les Graphidales et les Hypodermales, mais les relations entre ces groupes, plus lointaines, seraient à préciser.

Cependant, compte tenu du grand nombre des Ascomycètes, les cas précédents sont plutôt exceptionnels : le plus souvent, Lichens et Ascomycètes non lichénisants appartiennent à des ordres ou des familles différents. Cela paraît particulièrement net, dans la limite de nos connaissances, chez les Pyrénolichens. En effet, le type ascoloculaire des *Verrucaria* n'a pas d'équivalent chez les Pyrénomycètes *stricto sensu* et, à l'inverse, on ne connaît aucune Dothidéale ou Pléosporale ou Nectriale lichénisante. De même, le type ascohyménial des *Pyrenula*, à primordium et carpocentre plexiforme et à asques bituniqués, n'a jamais été observé chez les Ascomycètes non lichénisants, tandis que les types des Sordariales, Xylariales, Coronophorales sont inconnus chez les Lichens (Parguey-Leduc, 1966). Chez les Discolichens, les choses sont un peu moins nettes du fait des ressemblances déjà signalées entre certains groupes lichénisés ou non.

Toutefois, on remarquera que le plus grand nombre des Discolichens sont des Lécanorales, à asques archæascés et ascocarpes du type lécanorien, groupe mal représenté chez les Discomycètes non lichénisants. Par contre, on ne connaît jusqu'ici aucun Discomycète operculé (Pézizales), ni aucun inoperculé discopodien lichénisant. De plus, à l'exception peut-être des Caliciacées, il ne semble pas y avoir de Lichens à asque typiquement unituniqué.

Les groupes d'Ascomycètes lichénisés, à l'exception peut-être des Caliciacées, présentent un certain nombre de caractères communs, sans doute archaïques, par exemple l'existence d'un carpocentre plexiforme, d'ascocarpes non discopodiens, d'asques à paroi épaisse, de type archæascé ou proche de celui-ci. Ils constituent un ensemble de petits phylums, proches les uns des autres et dont certains sont peut-être apparentés avec de petits groupes d'Ascomycètes non lichénisants. Par suite, on peut supposer que les Ascolichens ont une origine polyphylétique, mais cela reste à établir. Parmi les phylums d'Ascolichens, celui des Lécanorales est le plus important. L'existence de variantes, du point de vue de la structure des ascocarpes et des asques, montre qu'il a été l'objet d'une évolution interne notable, et qui est encore mal connue.


C. Nuridsany - Atlas Photo

▲ ***Trois genres d'Algues entrent dans la constitution des Lichens :*** **Nostoc** ***(Cyanophycées), comme dans ce*** **Peltigera, Trebouxia** ***et*** **Trentepohlia.**

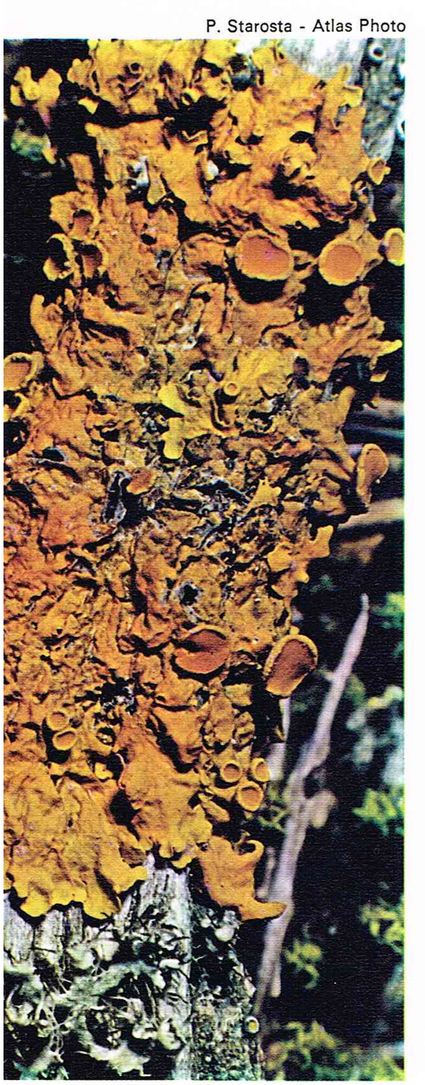
Algues lichénisantes

La lichénisation modifiant la forme des Algues et altérant les cycles de reproduction, il est nécessaire, pour les étudier et les déterminer, de les isoler et de les cultiver sur des milieux adéquats, techniques mises au point par Chodat (1913) et par Waren (1918).

Systématique. Les Algues de Lichens sont les unes des Cyanophycées, les autres des Chlorophycées. Une seule, rare, l'*Heterococcus coespitosus*, isolée de deux *Verrucaria* saxicoles, est une Xanthophycée. Seul un petit nombre d'Algues participe à la symbiose lichénique (moins de cent espèces réparties en vingt-trois genres). Trois d'entre eux, les genres *Trebouxia, Nostoc* et *Trentepohlia,* fournissent à eux seuls les gonidies de 90 % des Lichens. Nous n'étudierons ici que les genres les plus communs.

Cyanophycées. Les cellules des *Nostoc* donnent aux filaments un aspect perlé. Ils s'allongent sous la gaine tout en se contournant, mais sans jamais se scinder (pas de fausses ramifications). Dans la nature, ils forment des colonies gélatineuses. Les *Nostoc* sont des gonidies très communes, celles, entre autres, des Collémacées, des Pannariacées, de diverses Peltigéracées et Stictacées. Chez les Lichens gélatineux (Collémacées), ils conservent leur gaine; celle-ci manque ou se réduit dans les autres cas. Plusieurs espèces, toutes connues à l'état

P. Starosta - Atlas Photo



▲ *Ce* Xanthoria parietina *a pour Algue un* Trebouxia *(Chlorophycées).*

libre, ont été identifiées dans les thalles. Les *Nostoc* sont présents dans de nombreuses céphalodies (voir plus loin).

Chlorophycées. Les Chlorophycées lichénisantes (= gonidies vertes) sont presque exclusivement des Chlorococcales, Algues unicellulaires, non motiles à l'état végétatif, des Chætophorales, à thalles filamenteux et cellules dépourvues de carotène extraplastidial, et des Trentépohliales, à thalles filamenteux ou en disque, à cellules riches en carotène extraplastidial.

Les *Trebouxia*, Chlorococcales, sont les gonidies les plus répandues. Ce sont notamment celles des Lécanorales lichénisantes. Ce sont des Algues unicellulaires, à cellules arrondies. Le plaste est central, volumineux avec une surface bosselée. Il contient un pyrénoïde central net. Il existe de nombreuses espèces lichénisantes distinctes des quelques rares espèces libres, décrites. En culture, elles forment des colonies vertes, plissées, et engendrent des zoospores et des aplanospores. Seules ces dernières se forment dans les thalles. Les *Trebouxia* lichénisants sont divisés en deux groupes. Ceux du premier groupe (gonidies des *Cladonia* notamment) ont de grandes cellules allongées; lors de la sporogenèse, la fragmentation du cytoplasme n'a lieu que lorsque toutes les divisions du plaste et du noyau sont terminées; les spores, petites et ellipsoïdales, sont très nombreuses. Dans le second groupe, les cellules sont rondes; le cytoplasme se fragmente au fur et à mesure des divisions du noyau et du plaste, délimitant par une paroi plasmique des spores peu nombreuses de contours polygonaux. La paroi cellulosique est déposée plus tardivement.

Contrairement à ce qu'avaient soutenu certains auteurs, il n'existe pas une race particulière de *Trebouxia* adaptée à chaque Lichen.

Les cellules des *Coccomyxa* ont un plaste pariétal urcéolé. Nettement ellipsoïdales en culture, elles sont sphériques dans les thalles. Il existe des espèces libres, toutes à paroi gélatineuse, et des espèces lichénisantes à paroi non gélifiée. Il n'y a pas de zoospores. Les *Coccomyxa* sont présents chez quelques Peltigéracées à gonidies vertes, chez les *Baeomyces* et aussi chez divers Basidiolichens.

Les *Trentepohlia,* Trentépohliales, qui forment à l'état libre des croûtes jaunes ou orangées sur les rocs et les troncs, sont des gonidies très communes, notamment dans les régions tropicales. Ils sont présents dans de nombreux Pyrénolichens, chez les Graphidales et quelques petites familles sans doute apparentées à ce groupe. A l'état libre ou en culture, les *Trentepohlia* forment des filaments unisériés et ramifiés, les uns prostrés, les autres dressés. Le carotène est abondant. Dans les thalles, les filaments se fragmentent, et il y a beaucoup moins de carotène. Dans les cellules âgées, le plaste, d'abord pariétal et rubanné, prend un aspect perlé et se morcelle. Sept espèces, toutes connues à l'état libre, ont été identifiées à l'état lichénisé.

Biologie et physiologie. En culture, les Algues lichénisantes se remarquent par la lenteur de leur croissance, la rapidité d'absorption du carbone, la nocivité d'une trop forte illumination, un point de compensation bas (luminosité pour laquelle la quantité de carbone utilisée lors de la photosynthèse égale celle qui est rejetée par la respiration), une photosynthèse maximale pour une faible illumination. On remarque, en outre, la capacité des *Nostoc* à fixer l'azote atmosphérique et à rejeter spontanément des substances azotées et des vitamines, et la possibilité, pour les Chlorococcales, de vivre en saprophytes en utilisant des sources organiques de carbone.

Dans les thalles, les gonidies sont le siège d'une photosynthèse active, comme l'ont prouvé l'utilisation de carbone radioactif et l'étude du bilan des échanges gazeux. La photosynthèse débute pour une faible illumination et équilibre très vite la respiration du Lichen entier. Une partie des sucres synthétisés sont excrétés sous forme de glucose *(Nostoc)*, de sorbitol *(Lobococcus)* ou de ribitol *(Trebouxia)*. Dans les thalles, les *Nostoc* continuent de fixer l'azote atmosphérique et d'excréter des substances azotées. Comme les Champignons lichénisants, les gonidies peuvent passer à l'état de vie ralentie et résister sous cette forme au froid, à la chaleur (70 °C) et à la sécheresse. Toutefois, leur résistance est moindre que celle du Champignon qui leur est associé.



M. A. Letrouit

▶ *Les* Trebouxia *sont des Chlorophycées unicellulaires à gros plaste central.*

L'association lichénique

Généralités. Nous avons vu plus haut que, sauf cas exceptionnels (Champignons des Peltigéracées), la culture des symbiotes est relativement facile et ne nécessite que des milieux de culture classiques, minéral pour les Algues, organique pour les Champignons. De plus, nous verrons plus loin que, mis en présence l'un de l'autre, l'Algue et le Champignon ne s'associent pas spontanément. Pour que leur union s'amorce, il faut des conditions particulières encore mal connues et surtout un milieu défavorable à l'un et à l'autre, qui les contraigne à ce qu'on a appelé un « mariage de raison ». La lichénisation n'exprimerait donc pas une nécessité constitutionnelle. Ce serait une réponse des symbiotes adaptée à des conditions particulières d'environnement. Mais la lichénisation est plus qu'un moyen de survie ou un pis-aller. Elle crée un biotope nouveau où chaque constituant atteint un nouvel équilibre. C'est aussi un moyen remarquablement adapté à la conquête de milieux peu favorables à la vie, où les Lichens rencontreront peu de concurrents.

Plusieurs théories s'opposent pour expliquer la nature des relations des partenaires dans un thalle de Lichen : celle du parasitisme — le Champignon est le seul bénéficiaire de l'association, il vit aux dépens de l'Algue sans que celle-ci en tire un quelconque avantage; celle de l'hélotisme — il s'agit d'une sorte de parasitisme atténué où l'Algue est à la fois exploitée et ménagée; celle de la symbiose — l'Algue comme le Champignon ont intérêt à l'association. La symbiose est dite mutualiste quand on pense que les avantages sont égaux pour les deux partenaires, elle est dite antagoniste quand on pense que le Champignon tend à dominer l'Algue qui doit se défendre.

Les essais de synthèse en laboratoire et les conditions de la lichénisation. Quand on fait l'historique des tentatives de synthèse *in vitro* de Lichens, on est frappé par le fait que les auteurs anciens semblent y être parvenus sans trop de difficultés alors que les chercheurs modernes, opérant dans des conditions plus contrôlées, n'ont obtenu d'abord que des résultats médiocres, ce qui jeta un voile de suspicion sur les premiers résultats. En fait, comme nous le verrons, les conditions d'expérimentation n'étaient pas les mêmes, les premiers auteurs cherchant à reconstituer d'une manière empirique le milieu naturel et non à analyser les conditions de la lichénisation.

Stahl, dès 1877, obtint en six mois des thalles fertiles d'*Endocarpon pusillum*, en ensemençant sur de la terre stérilisée les spores qui, dans cette espèce, sont toujours émises accompagnées de gonidies (gonidies hyméniales).

Bonnier (1886-1889), lui, ensemençait spores et gonidies obtenues séparément sur des substrats naturels stérilisés et les plaçait ensuite dans d'ingénieux dispositifs, soumis aux conditions naturelles de température et assurant le renouvellement de l'air et le maintien d'une humidité modérée. De cette façon, il aurait obtenu la lichénisation imparfaite de plusieurs espèces et celle, complète, avec formation d'ascocarpes, du *Xantoria parietina* et du *Physcia stellaris*. En fait, divers aspects de l'expérimentation furent critiqués et les résultats souvent laissés de côté comme sujets à caution.

Les recherches suivantes furent pour la plupart négatives. Seul, Thomas (1939) obtint sur agar la formation

de sorédies à partir de différents symbiotes et un thalle assez chétif de *Cladonia pyxidata*.

Ahmadjian entreprit alors, à partir de 1958, toute une série de recherches afin de préciser les conditions nécessaires à la synthèse lichénique et d'expliquer les échecs de si nombreux auteurs. Il obtint ainsi, au cours d'essais successifs chez l'*Acarospora fuscata*, les premiers stades de lichénisation : réalisation de contacts entre les hyphes et les gonidies, formation d'une enveloppe fongique autour de celles-ci, entrée en division de l'Algue et établissement d'une structure comparable à celle du thalle naturel (cortex, couche gonidiale, médulle) ; chez le *Cladonia cristatella*, la formation de sorédies et de squamules sorédiés. Ces essais montrèrent que les premiers stades de la lichénisation exigent des conditions défavorables à l'un et à l'autre symbiote, notamment un substrat très pauvre en éléments nutritifs et une illumination forte, nocive à l'Algue.

L'obtention d'une structure thalline de type plus complexe exige d'autres conditions, et en particulier un substrat naturel et le dessèchement lent, ou mieux périodique, du substrat. Chez le *Cladonia*, ce dessèchement provoque en outre la formation de pycnides et de podétions. Ces conditions sont celles mêmes qu'on trouve réunies dans les milieux naturels et que les premiers chercheurs avaient essayé de reproduire dans leurs essais de synthèse. Bertsch et Butin (1967), dans le même temps, reprenaient avec succès l'expérience de Stahl. Ahmadjian et Heikkila l'amélioraient en 1970 en prenant pour point de départ, non plus les spores et les gonidies hyméniales, mais des suspensions de gonidies et de fragments d'hyphes obtenues aux dépens de cultures pures des symbiotes préalablement isolés.

Malgré ces succès, le phénomène de la lichénisation demeure incomplètement compris, et beaucoup reste à faire. D'ailleurs, la lichénisation est un état instable, qui se défait dès que les conditions extérieures, notamment ombre et humidité, permettent la croissance séparée des deux symbiotes. C'est ce qui explique pourquoi jusqu'à ces dernières années le maintien en culture des thalles de Lichens paraissait si difficile. L'utilisation des chambres de culture et des phytotrons ouvre de nouvelles possibilités (Dibben, 1971 ; Galun, 1972).

Spécificité de l'association lichénique. D'une façon générale, une association lichénique comprend seulement deux partenaires : une Algue et un Champignon (cf. *infra* « Céphalodies » et « Parasymbiose »).

Les Champignons lichénisants d'une famille donnée s'associent presque toujours au même type d'Algue : la plupart des Cyclocarpales à des Chlorococcales, les Graphidales à des *Trentepohlia*, mais, dans le détail, il y a de nombreuses exceptions. Les Caliciacées par exemple s'unissent, selon les espèces, les unes à des *Stichococcus*, les autres à des *Trebouxia* ou des *Trentepohlia*. Par suite, la nature de la gonidie ne permet pas à elle seule de définir une famille de Lichens.

Au niveau de l'espèce, une certaine souplesse existe dans le choix du partenaire. Celle-ci est évidente de la part des Algues, spécifiquement peu nombreuses et qui peuvent s'associer à des Champignons très différents (par exemple le *Trebouxia cladoniae* est le phycosymbiote du *Cladonia furcata* [Cladoniacée] et du *Chaenotheca melanophaea* [Caliciacée]. Elle est plus réduite de la part du Champignon mais réelle.

Ainsi le mycobionte du *Xanthoria parietina* peut s'associer à quatre *Trebouxia* mais qui sont tous du second groupe, donc voisins.

Céphalodies. Chez certains Lichens à Chlorophycées existe toujours, à côté de l'Algue principale, une Algue secondaire, Cyanophycée, confinée dans des portions ou des appendices particuliers du thalle : les céphalodies. Celles-ci sont tantôt internes, tantôt externes et, dans ce cas, généralement globuleuses, rarement arbusculaires. On ne les trouve que dans certaines familles et chez certaines espèces, mais là où elles existent, elles sont constantes. Moreau (1928), qui a étudié leur développement, les considère comme des formations pathologiques, comparables à des galles (cécidies). D'autres auteurs pensent au contraire qu'il s'agit d'éléments normaux du thalle des espèces qui les produisent, contribuant à l'équilibre de l'association : les Cyanophycées qu'elles contiennent pourraient constituer pour le thalle une source d'azote.



B. Mallet - Jacana

B. Mallet - Jacana

▲ *Les* **Trebouxia**, *rares à l'état libre, sont les gonidies les plus fréquentes. Ils entrent dans la constitution de Lichens très différents tels que* **Cladonia alpestris** *(en haut) et* **Xanthoria elegans** *(en bas).*
▼ *Les* **Trentepohlia** *caractérisent certains groupes de Lichens, notamment ceux des régions tropicales. Tous sont connus à l'état libre où ils forment des croûtes orangées ou jaunes.*

M. Chapuis - Atlas Photo



Parasymbiose. Les Lichens peuvent être parasités par des Champignons ou d'autres Lichens. Dans un certain nombre de cas, ces organismes se nourrissent uniquement aux dépens de l'Algue, et sans la détruire donc comme le mycosymbiote lui-même. Ce phénomène, distinct du parasitisme *stricto sensu*, est appelé parasymbiose.

Les relations morphologiques entre les constituants. Les rapports anatomiques entre les hyphes des Champignons et les cellules des Algues présentent des degrés qui ne dépendent pas de la nature de la gonidie mais plutôt de la position systématique du Champignon ou de l'organisation du thalle.

Dans certains cas *(Collema)*, les hyphes circulent entre les trichomes ou dans la gelée qui les entoure sans entrer plus étroitement en contact avec les cellules.

D'autres fois, les hyphes s'accolent directement aux Algues sans y pénétrer : il y a contact de paroi à paroi ; chez les Graphidales, ce contact se fait par l'intermédiaire de ramifications spéciales, renflées à l'extrémité : les *appressoria*.

Mais très souvent se forment de véritables *haustoria* qui pénètrent dans la cellule de l'Algue. Certains restent inclus dans la paroi qu'ils ne percent que partiellement ; ils sont dits intramembranaires. D'autres pénètrent dans le cytoplasme ; dans certains cas, ils restent entourés d'un mince fourreau formé par la paroi de l'Algue (certains *Lecanora*) ; dans d'autres cas, la paroi algale est percée totalement et ce fourreau n'existe pas (haustoria intracellulaires *stricto sensu* de divers *Lecidea*). Le plasmalemme des cellules âgées est repoussé passivement par l'haustorium ; celui des cellules jeunes se rétracte activement devant lui. L'haustorium ne le franchit jamais. L'envahissement d'une cellule algale par les haustoria n'entraîne pas obligatoirement sa mort ; souvent, il stimule sa sporulation. Dans ce cas, les haustoria restent attachés à la paroi de la cellule mère et sont éliminés avec elle : ils ne contaminent pas directement les cellules filles.

La production des haustoria est parfois saisonnière et dépendrait des conditions de l'environnement (sécheresse).

Rapports physiologiques et biologiques entre l'Algue et le Champignon. En dehors de ce que nous allons dire de la nutrition carbonée, on sait encore très peu de chose des échanges qui peuvent exister entre les deux partenaires.

a) *Passage des glucides, de l'Algue vers le Champignon*. Tout d'abord, l'étude du bilan gazeux (Lange, 1953) a montré l'existence dans les thalles d'une photosynthèse active en dépit de la faible quantité de lumière parvenant aux Algues et de la brièveté des périodes d'activité métabolique. Mais ce sont surtout les belles et délicates expériences de Smith et de ses élèves à

Ahmadjian

▲ *Podétion de* Cladonia cristatella *obtenu dans une culture pure du mycosymbiote isolé. Des travaux de ce type ont permis de préciser certaines des conditions nécessaires à l'établissement et au maintien de l'association lichénique.*



▶ *Il existe une grande variété de formes de thalles lichéniques. Ici, thalles foliacés de deux* Parmelia.

A. Sella

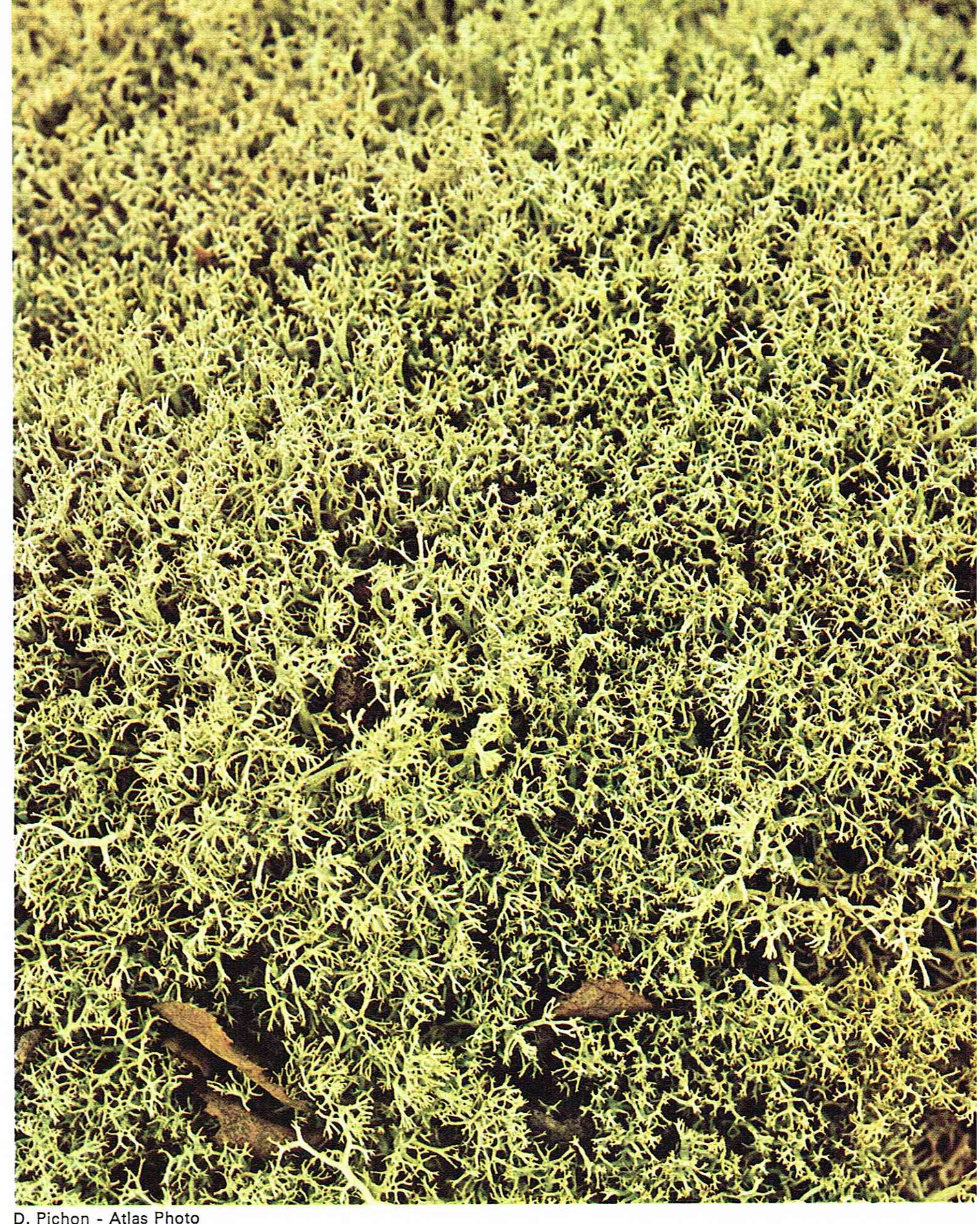
partir de 1960, d'abord sur le *Peltigera polydactyla*, puis sur d'autres espèces, le *Xanthoria parietina*, le *Lobaria laetevirens*, etc., qui ont fourni des données précises dans un domaine où régnait la spéculation. Pour ces expériences, des disques, de poids et de surface connus, sont découpés dans les thalles et mis à flotter un temps déterminé sur un milieu enrichi de substances marquées, du bicarbonate C_{14} dans les expériences sur la photosynthèse. Puis ces disques sont ou non disséqués pour séparer la couche gonidiale de la couche médullaire purement fongique, et leur contenu est analysé. Ces expériences ont apporté une foule de renseignements en divers domaines. Sur le point qui nous intéresse, elles ont montré que le C_{14} est d'abord fixé dans la couche gonidiale, puis qu'il est rapidement transféré aux hyphes médullaires (quinze minutes) où on le retrouve chez le *Peltigera polydactyla* principalement sous forme de mannitol. Poursuivant ses recherches, la même équipe a montré que les Algues fraîchement isolées des thalles excrètent dans le milieu des sucres qui sont du glucose, pour les *Nostoc*, du ribitol pour les *Trebouxia* et les *Lobococcus*, du sorbitol pour les *Stichococcus*. Comme les Algues provenant de vieilles cultures ne le font pas, on peut penser que cette excrétion est induite par le Champignon, et que c'est bien sous la forme de ces divers sucres que le carbone passe de l'Algue au Champignon.

b) *Autres échanges entre symbiotes.* Scott (1955) puis Smith (1960) ont montré que les *Nostoc* lichénisés restaient capables de fixer l'azote atmosphérique et de l'excréter ensuite dans le milieu où il pourrait être repris par le Champignon. De même, il est établi que ces Algues libèrent certaines vitamines telles que la thiamine, mais leur utilisation par le Champignon n'est pas prouvée. En ce qui concerne le passage éventuel de substances du Champignon vers l'Algue, rien n'a été démontré bien que certains aient émis l'hypothèse que le Champignon pourrait excréter dans le milieu de la vitamine C et des substances organiques azotées que l'Algue utiliserait plus volontiers que l'azote minéral. Par contre, il est établi que la présence des hyphes et d'un cortex souvent coloré diminue la quantité de lumière qui parvient aux Algues qui, pour la plupart, craignent justement les fortes intensités lumineuses. De même, la respiration des hyphes augmente la quantité de gaz carbonique au voisinage des Algues, ce qui est favorable à la photosynthèse. Enfin le Champignon régulariserait l'approvisionnement en eau et sels minéraux des Algues et les protégerait de concurrents éventuels grâce à la production d'antibiotiques.

Modifications des symbiotes. La lichénisation modifie les symbiotes. Chez les Algues, les cellules s'arrondissent, le plaste gonfle, les enveloppes gélatineuses disparaissent souvent, les cycles de reproduction sont altérés, les *Trebouxia* et les *Lobococcus* ne forment plus de zoospores, le métabolisme enfin s'intensifie. Le Champignon, quant à lui, développe des appressoria et des haustoria, des corps ellipsoïdaux (UM) apparaissent dans le cytoplasme, et, surtout, il devient capable d'édifier un thalle et d'élaborer éventuellement des depsides et depsidones.

Le thalle des Lichens. Le thalle des Lichens est formé par les hyphes du Champignon entre lesquelles sont logées les cellules de l'Algue. Par son organisation souvent complexe, il diffère du mycélium des Ascomycètes non lichénisants et rappelle plutôt certains de leurs stromas ou sclérotes. Sauf dans quelques rares espèces *(Coenogonium, Racodium)*, le Champignon joue le rôle dominant et détermine notamment la forme du thalle.

Morphologie des thalles. Le thalle est dit *crustacé* quand il fait corps avec le substrat, qu'il se développe dans celui-ci, ou sur lui. Si rien ne gêne leur développement, les thalles crustacés ont généralement des contours arrondis ou ellipsoïdaux. Ils sont dits *figurés* quand leur marge est bien visible, saillante ou colorée. Les thalles sont dits *foliacés* quand ils ont la forme de lames, de lanières ou de feuilles étalées sur le substratum auquel ils n'adhèrent que faiblement; ils peuvent être arrondis ou faiblement lobés, souvent aussi profondément divisés et laciniés. Les thalles squamuleux sont des thalles foliacés, formés par de nombreuses petites squamules qui naissent sur un hypothalle mycélien souvent peu visible. Les thalles *fruticuleux* ont la forme de filaments ou de lanières étroites, dressés ou pendants, généralement très ramifiés et rattachés au support par une base étroite. Chez les Cladoniacées *lato sensu*, le thalle, crustacé ou



D. Pichon - Atlas Photo

▲ *Les podétions des* Cladonia, *très ramifiés, se développent sur un thalle primaire, foliacé ou crustacé, parfois transitoire.*
▼ *Thalle crustacé, épilithique, de* Rhizocarpon geographicum, *Lichen calcifuge.*

J. Ph. Varin - Jacana



▲ *Thalle fruticuleux, pendant, d'Usnéacées. Ces Lichens tirent l eau et les éléments minéraux de l'atmosphère, les gonidies fournissant les substances carbonées. Le substrat joue le rôle de support.*

A. Aldebert - Jacana

▼ *Les extrémités pulvérulentes de* Parmelia physodes *sont constituées par des sorédies : celles-ci, amas d'Algues et d'hyphes, sont de véritables boutures servant à la reproduction directe du thalle.*



C. de Klemm - Jacana

foliacé, porte des éléments dressés fruticuleux, les podétions, mais qui sont généralement une dépendance des ascocarpes.

La taille des thalles adultes varie de quelques millimètres (Lichinacées) à plusieurs décimètres (divers *Peltigera*, *Usnea*, *Parmelia*, etc.). Le thalle des Collémales est gélatineux dans de nombreuses familles.

Anatomie du thalle. Parfois, on ne peut distinguer dans le thalle de couches différenciées : il est dit alors homéomère (ex. : *Collema*) ; dans le cas contraire, le plus fréquent, il est hétéromère. Les couches dont il est alors formé sont, en partant de la face externe ou supérieure : le cortex, composé d'hyphes coalescentes à paroi souvent épaissie ; la couche gonidiale, continue ou interrompue, où sont localisées les Algues ; la médulle, purement fongique et formée tantôt d'hyphes lâchement entremêlées, tantôt en partie coalescentes (axe des Usnées, médulle chondroïde des *Cladonia*) ; il peut s'y ajouter un cortex inférieur. Lorsque ces couches sont concentriques, la structure est dite radiée : il s'agit surtout d'espèces fruticuleuses, parfois à rameaux aplatis. Si les couches sont superposées, la structure est dite stratifiée (Lichens crustacés, foliacés et certains Lichens fruticuleux).

Appendices thallins, soralies, isidies. Outre les organes de reproduction du mycosymbiote, pycnides et ascocarpes étudiés plus haut, les thalles licheniques portent des appendices qui leur sont propres. Il s'agit des rhizines, mèches de filaments agglomérés qui, issus de la face inférieure, fixent certains thalles foliacés à leur support, des rhizoïdes, courts filaments unisériés ayant peut-être le même rôle, des poils et fibrilles, de forme et de texture variées, qui garnissent la marge de divers *Parmelia, Cetraria, Physcia, Usnea*, etc. Toutefois, les formations les plus intéressantes sont les soralies et les isidies. Les soralies sont des plages farineuses du thalle, dépourvues de cortex. Elles sont constituées par un amoncellement de sorédies, minuscules groupes d'Algues qu'entoure une gaine mycélienne. Dispersées par le vent et la pluie, elles jouent le rôle de boutures. Les isidies sont de très courtes digitations fruticuleuses de la face supérieure du thalle ; fragiles, elles se brisent facilement. Isidies et sorédies sont très fréquentes dans certains groupes de Lichens tels que les Pertusariacées, les Parméliacées, les Umbilicariacées.

Reproduction des thalles. La reproduction directe des thalles, à partir de boutures mixtes réunissant dès le départ Algue et Champignon (fragments de thalle, isidies, sorédies, spores associées à des gonidies hyméniales), est un phénomène à la fois commun et efficace. Cependant, la synthèse naturelle d'un nouveau thalle à partir d'une spore et d'Algues libres est le mode de reproduction obligatoire de nombreux Lichens, crustacés notamment. C'est un phénomène moins aléatoire qu'il ne paraît, les spores étant émises en abondance par les ascocarpes pérennants et les Algues étant des espèces soit communes à l'état libre *(Nostoc, Trentepohlia)*, soit abondamment fournies par les sorédies d'autres Lichens *(Trebouxia)*. Dans ce cas (Werner, 1931), l'ascospore émet en germant une nappe de fins filaments qui emprisonnent les cellules de *Trebouxia* qu'ils rencontrent (protothalle). Puis les hyphes se multiplient et forment un thalle primaire à peu près isodiamétrique et constitué d'un cortex et d'une couche gonidiale lacuneuse. Ensuite, la médulle se constitue, et la croissance se polarise dans le sens horizontal *(Xanthoria parietina)* ou vertical *(Ramalina)*.

Croissance des thalles. Les thalles fruticuleux s'accroissent par le sommet de leurs rameaux, les thalles foliacés et crustacés par leur marge. Chez certains *(Parmelia)*, la partie centrale, plus âgée, meurt et disparaît, et le thalle se trouve réduit à sa partie périphérique, annulaire.

La croissance des thalles est due chez de nombreuses espèces (Letrouit-Galinou, 1969) à l'allongement et à la ramification d'hyphes axiales d'où se détachent des rameaux latéraux à croissance définie. Ces rameaux sont bien visibles près de la marge. Chez certaines espèces *(Verrucaria sp, Parmelia conspersa)*, ils sont les uns dorsaux, les autres ventraux ; chez d'autres espèces *(Lobaria laetevirens)*, ils sont tous dorsaux. Plus loin du bord, ils s'allongent, se ramifient et s'entremêlent, et c'est à leurs dépens que s'organisent les différentes couches du thalle et divers types de faux tissus.

La croissance est lente, 1 à 2 mm par an (4 à 5 mm chez certains *Cladonia*). Elle varie avec les conditions météorologiques saisonnières ou annuelles. Des courbes de croissance ont été établies pour divers Lichens crustacés, et elles ont été utilisées pour tenter de dater les roches sur lesquelles ils étaient installés.

Rôle de l'Algue dans la morphogenèse du thalle. Isolé en culture, un Ascomycète lichénisant ne reconstruit pas de thalle semblable à celui dont il est issu ; par suite, tous les auteurs reconnaissent un rôle morphogénétique à l'Algue, mais on ignore comment elle intervient. Moreau (1928) a comparé l'Algue a un agent cécidogène et le thalle à une galle produite par le Champignon pour s'en isoler. Werner (1968) pense au contraire qu'il s'agit là d'une potentialité essentielle de l'Ascolichen, mais qui a besoin pour se concrétiser de quelque chose fournie par l'Algue (hormone, ou autre produit complexe ?).

Produits de synthèse et substances licheniques. La plupart des substances chimiques qu'on trouve dans les thalles sont identiques à celles d'autres Végétaux ;

de même, la teneur en cendres est tout à fait comparable. Cependant, on note : une proportion d'eau et de protides plus faible que chez les autres Champignons, peut-être à cause de l'importance des parois ; la présence, déjà signalée, de deux glucides particuliers, polymères du glucose (la lichénine et l'isolichénine) ; surtout, l'excrétion de substances organiques particulières, les substances lichéniques. Insolubles dans l'eau, elles sont surtout localisées dans la médulle. Plus de trois cents ont été inventoriées (Culberson, 1969) qui appartiennent les unes à la série grasse, les autres à la série aromatique. Parmi ces dernières, les depsides et les depsidones, dérivés de l'orcine et de la β orcine, sont connus des seuls thalles lichénisés. En particulier, les cultures de Champignon isolé n'en contiennent pas malgré la présence de certains de leurs précurseurs. Par suite, on admet que l'Algue est nécessaire à leur synthèse, mais on ne sait pas si son action est directe ou indirecte. Malgré cela, on pense que leur production dépend du génome du Champignon, et c'est pourquoi la présence ou l'absence de ces substances sont très largement utilisées en systématique pour différencier certaines espèces, proches morphologiquement (divers *Cladonia*, *Pertusaria*, *Parmelia*, *Usnea*, etc.). L'identification de ces substances se fait à l'aide de réactifs chimiques (potasse, eau de javel, paraphénylène diamine, acide nitrique), par leurs cristaux, formés dans divers milieux, par l'étude chromatographique. Parmi ces substances, citons : l'acide rhodocladonique qui colore en rouge l'hyménium de certains *Cladonia ;* la pariétine orangée des thalles de *Xanthoria* et de *Caloplaca,* qui vire au violet sous l'action de la potasse ; l'acide vulpinique, toxique, des *Letharia* à thalle jaune ; l'acide usnique, qui a des propriétés antibiotiques, constitue jusqu'à 10 % du poids de divers *Cladonia* et *Usnea* et est responsable de certaines allergies (dermatose des forestiers) ; l'acide fumarprotocétrarique, responsable du goût amer de nombreux Lichens *(Cladonia rangiferina)*, et colorable en rouge vif par la paraphénylène diamine.

Physiologie des thalles. Le thalle des Lichens se caractérise par des besoins alimentaires réduits, assortis d'une croissance faible. L'aptitude au dessèchement et à la reviviscence s'accompagne, en état de vie ralentie, d'une résistance remarquable aux extrêmes de température.

L'eau. La teneur en eau des thalles varie beaucoup. Ils peuvent absorber leur propre poids d'eau, parfois même deux ou trois fois *(Umbilicaria pustulata*, divers *Collema) ;* desséchés naturellement, ils n'en contiennent que 2 à 10 %. L'eau est rarement fournie par le substrat, plus souvent par les précipitations (pluies) et la condensation atmosphérique (rosée et brouillard), exceptionnellement par la vapeur contenue dans l'air.

L'eau est souvent absorbée en quelques minutes et s'accumule dans les méats et les parois des hyphes. Chez certaines espèces, l'absorption est plus lente, notamment chez celles à thalle sorédié ou pulvérulent, l'air contenu entre les granules s'opposant à la pénétration de l'eau. La vapeur d'eau est aussi absorbée, mais c'est un phénomène beaucoup plus lent (plusieurs jours en atmosphère saturée) et moins efficace (30 % du poids sec environ). Par contre, une forte humidité atmosphérique freine le dessèchement des thalles. En plein soleil, celui-ci est au contraire rapide (trente minutes pour un Lichen saxicole). Le dessèchement diminue la quantité de lumière qui parvient aux Algues, ce qui est un avantage et augmente la résistance aux fortes températures. Par contre, il suspend l'assimilation chlorophyllienne. C'est peut-être pour cela que les faces ouest et nord des rochers, plus longtemps ombragées, portent une végétation lichénique plus abondante, même lorsque les vents de pluie viennent d'ailleurs.

La photosynthèse. L'intensité de la photosynthèse (Ried, 1960 ; Lange *et al.*, 1970) est calculée en fonction de la quantité de gaz carbonique absorbée en un temps donné, par une surface ou un volume connus de thalle. Trois facteurs principaux interviennent : la teneur en eau du thalle, l'intensité lumineuse et la température.

La teneur en eau. La photosynthèse est maximale pour une teneur en eau de 65 à 90 % de la teneur maximale, chez la plupart des Lichens, mais de 100 % chez les espèces aquatiques. Elle diminue moins vite que la respiration au fur et à mesure que le thalle se dessèche, mais elle s'arrête complètement si la teneur en eau s'abaisse en dessous de 30 %.



R. Decottignies - Jacana

▲ *De nombreux Lichens synthétisent des substances particulières dont il est tenu compte en systématique, notamment pour les Usnéacées, les Parméliacées et les Cladoniacées (ces dernières étant représentées ici par* **Cladonia fimbriata**).

L'intensité lumineuse. Les besoins en lumière varient avec la température et l'humidité, donc avec les saisons, les thalles étant plus exigeants en lumière au printemps et en été. A la température optimale, le maximum de photosynthèse est atteint selon les espèces pour un éclairage de 400 à 2 300 ft-c, et le point de compensation pour 15 à 350 ft-c. Ce sont des valeurs extrêmement faibles, surtout si l'on considère que seuls 80 à 40 % parviennent aux gonidies.

La température. Les températures optimales pour la photosynthèse varient beaucoup selon les espèces et leur habitat habituel. Toutefois, elles sont toujours relativement basses (10 à 20 °C), ce qui permet une photosynthèse active tôt le matin, avant que les thalles se soient desséchés. D'ailleurs, à basse température, le bilan des échanges gazeux est favorable à l'assimilation chlorophyllienne, la respiration décroissant alors plus vite.

L'activité photosynthétique est plus faible que chez les autres Végétaux, mais le bilan est positif. C'est pour la plupart des Lichens la principale source de substances carbonées, sinon la seule. Toutefois, il est possible que certaines espèces humicoles puissent utiliser aussi des substances organiques (saprophytisme).

Respiration. Le maximum de respiration est atteint pour une température optimale de 20 à 30 °C, c'est-à-dire plus élevée que pour la photosynthèse, et une humidité relative de 90 %. Si la teneur en eau s'abaisse au-dessous de 60 %, la respiration décroît rapidement, mais ne s'arrête jamais complètement.

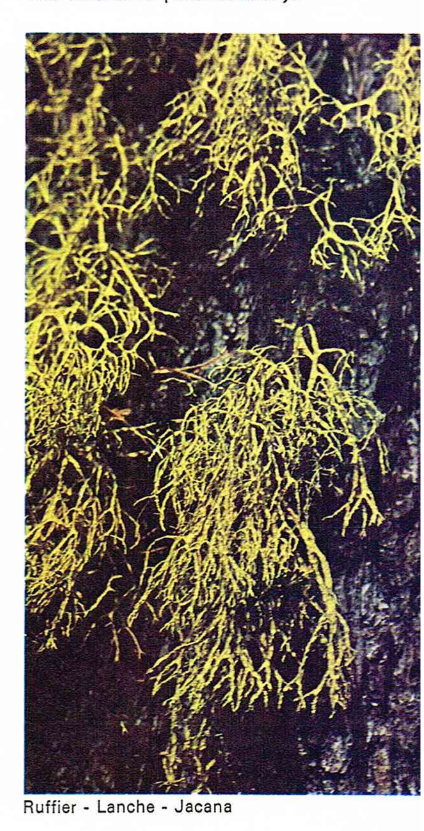
Nutrition azotée. Pour de nombreux Lichens, notamment les Lichens fruticuleux et épiphytes, la seule source de sels minéraux est constituée par les poussières et les sels dissous par l'eau de pluie. Ils sont plus abondants autour des habitations (Lichens rudéraux) qu'en forêt. Les Lichens saxicoles ou terrestres peuvent aussi tirer une partie de leurs ressources minérales du substratum : l'acide carbonique de la respiration attaque la roche et les substances lichéniques sont des agents chélateurs. Enfin, de nombreux Lichens dégradent grâce à leurs diastases (uréase, uricase, etc.) les substances azotées animales.

L'absorption des sels est rapide. C'est un phénomène vivant lié au cytoplasme. Les Lichens peuvent concentrer dans leur thalle certains sels qui n'existent dans le sol qu'à l'état de traces (Zn, Pb, B, Cd, Sn) et notamment des substances radioactives naturelles (Pb_{210}, Po_{210}) ou non (Sr).

Les besoins en sels minéraux et la tolérance vis-à-vis d'eux sont très variables selon les espèces ; ils interviennent largement pour régler leur distribution.

Substratum. Les exigences des Lichens quant au substrat sont largement spécifiques et concernent sa

▼ *L'acide vulpinique, toxique, utilisé autrefois pour empoisonner les loups, colore en jaune le thalle des* **Letharia** *(Usnéacées).*



Ruffier - Lanche - Jacana



P. Starosta - Atlas Photo

G. Aymonin



▲ *L'acide rhodocladonique des* Cladonia *à apothécies rouges vire au violet sous l'action de la potasse (en haut). Selon les milieux, les Lichens forment des groupements caractéristiques. Ici, coussins de* Cladonia alpestris *en région montagneuse (en bas).*
▼ *Deux associations maritimes. La première, orangé vif, à* Xanthoria parietina, *supporte d'être aspergée par les vagues; la seconde, gris-vert, à* Ramalina cuspidata, *est exposée aux seuls embruns.*

D. Mercier - Jacana

composition chimique (roches calcicoles ou siliceuses), son pH (écorces ou sols acides ou alcalins), sa texture (lisse ou rugueuse).

Résistance aux conditions extrêmes. Les thalles ne peuvent survivre plus de trois mois à un dessèchement naturel (herbier), exceptionnellement six. En fait, même pour les périodes plus courtes (douze jours), le phycosymbiote est lésé, ce qui se traduit par une détérioration de l'assimilation chlorophyllienne qui ne se rétablit que lentement (plusieurs jours ou même plusieurs semaines). En fait, dans la nature, de telles périodes de dessèchement sont exceptionnelles, la condensation nocturne permettant, même dans les déserts, une réhydratation et une reprise quotidienne du métabolisme.

Des Lichens plongés dans l'azote liquide et même dans l'hydrogène liquide ont survécu. Même en état hydraté, les Lichens résistent à des froids de 0 °C ou, pour les Lichens arctiques, de — 10 à — 30 °C. A l'état sec, ils supportent bien la chaleur sans altération métabolique : jusqu'à 100 °C pour les Lichens saxicoles poussant sur des faces ensoleillées, moins pour des épiphytes forestiers (70 °C pour *Evernia prunastri*). A l'état hydraté, leur résistance est moindre (40 à 50 °C).

Écologie

Les Lichens sont universellement répandus : on les trouve sous toutes les latitudes, à toutes les altitudes. Ils recouvrent parfois entièrement écorces et roches dont ils masquent surface et couleur. Malgré cela, à cause de leur faible capacité métabolique, ils ne jouent qu'un rôle modeste dans les cycles biologiques et dans la production de matière de la biosphère. Pour la même raison, leur rôle dans la formation des sols est réduit.

Leurs besoins alimentaires modestes, leur aptitude au dessèchement et à la reviviscence, leur remarquable résistance aux conditions extrêmes expliquent qu'ils colonisent des milieux particulièrement inhospitaliers, rochers, écorces, toundras arctiques. Lange *et al.* (1970) ont bien montré le rôle de tous ces facteurs dans la remarquable adaptation des Lichens du désert. Toutefois, comme nous l'avons signalé, il existe une grande diversité dans les besoins des espèces ou leur capacité d'adaptation, ce qui joue un rôle sur leur distribution géographique ou écologique.

Les Lichens ont souvent des aires de répartition géographique très vastes, réglées essentiellement par les facteurs climatiques. Les endémiques sont rares. On distingue ainsi : une flore nordique et arctique (pays tempérés et nordiques de l'hémisphère Nord) relativement homogène et abondante; une flore méditerranéenne avec de nombreuses espèces gélatineuses et squamuleuses; une flore tropicale encore mal connue, riche en espèces à *Trentepohlia;* une flore des pays tempérés de l'hémisphère Sud, avec prédominance des Stictacées; une flore antarctique originale avec un endémisme marqué.

Sur les milieux qu'ils colonisent, les Lichens forment des peuplements denses, souvent presque purs, et parmi lesquels il est possible de distinguer des associations et des alliances qui sont étudiées avec les méthodes classiques de la phytosociologie. Ont ainsi été décrites (Abbayes, 1934; Klement, 1955; Barkman, 1958; Nowak, 1960) : une végétation lichénique terricole et humicole; une végétation lichénique saxicole avec des groupements littoraux, des groupements acidophiles, et leurs associations souvent de teinte sombre à *Lecidea*, des groupements calcicoles souvent de teinte claire et riches en *Verrucaria*, sans oublier pour chacun ses variantes sciaphiles ou nitrophiles; une végétation épiphyte avec les différentes associations des arbres résineux (alliance du *Cetrarion pinastri*), des arbres isolés (alliance du *Xanthorion parietinae*) ainsi que les différentes alliances des forêts d'arbres caducifoliés et dominées respectivement par les Lichens fruticuleux (Usnéacées), les Lichens foliacés (Stictacées) et les Lichens crustacés.

Les rapports étroits qui existent entre la végétation lichénique d'une station donnée et les caractères climatiques et édaphiques font des Lichens d'excellents indicateurs de milieu, parfois discernables de loin à cause de la teinte générale des associations formées (teinte claire des associations calcicoles, sombre des silicicoles). Ainsi sur les falaises maritimes s'échelonnent de bas en haut : à la limite supérieure de l'étage hydrohalin, *Lichina pygmaea,*



Frédéric - Jacana

▲ ***Dans les pays arctiques, les Lichens constituent de véritables pâturages. Paradoxalement, le lichen des rennes** (Cladonia rangiferina), **amer, est dédaigné par les herbivores.***

qui forme des coussinets noirs dispersés ; la bande noire continue formée par *Verrucaria maura* et *Lichina confinis ;* la zone jaune et grise où dominent *Caloplaca marina* et *Lecanora helicopis ;* l'association orangé vif, seulement aspergée par les vagues, à *Xanthoria parietina ;* plus haut, enfin, dans la zone des embruns, une association grisâtre formée par divers Lichens fruticuleux *(Ramalina cuspidata, Roccella fuciformis).*

Lichens et pollution

Nylander (1899) attira le premier l'attention sur l'appauvrissement voire la disparition au cours de la seconde moitié du XIXe siècle de la flore lichénique du cœur des villes. L'étude de nombreuses cités (Oslo, Vienne, Bonn, Londres, Montréal, etc.) l'a confirmé, et des ceintures de végétation ont été décrites avec, au centre, le « désert épiphytique » où ne pénètrent jamais plus d'une à trois espèces, puis la « zone de combat » et son « front extérieur » où les espèces deviennent progressivement plus nombreuses, enfin la végétation normale.

Deux causes furent avancées pour expliquer la disparition des Lichens des villes : la pollution, notamment par le SO_2, et le microclimat « semi-aride » qui les caractérise. Mais les études récentes montrent que c'est bien la pollution atmosphérique qui en est la raison principale. En effet, on a constaté que : les ceintures d'appauvrissement de la végétation se dilatent autour des villes des régions humides et se contractent dans les régions sèches, ce qui s'explique parfaitement bien si l'on sait que les Lichens à l'état hydraté sont plus sensibles aux polluants qu'à l'état sec ; ces ceintures sont elliptiques, allongées dans le sens des vents dominants qui transportent poussières et poisons ; en dehors de tout microclimat aride, en pleine campagne, les Lichens disparaissent autour des usines, notamment celles qui émettent des fumées riches en SO_2 et F.

Les raisons pour lesquelles les Lichens sont plus sensibles à la pollution que les plantes supérieures, par exemple, sont mal connues. Les auteurs soulignent que : les Lichens accumulant les sels toxiques peuvent s'empoisonner ; ils utilisent directement l'eau de pluie, qui n'a pu se débarrasser de ses polluants dans le sol ; leurs périodes d'activité métabolique maximales correspondent à celles des pluies et brouillards, celles où la teneur en polluants est le plus élevée.

L'étude de la végétation lichénique permet de dresser des cartes très fiables de la pollution atmosphérique urbaine. Trois méthodes sont actuellement utilisées qui conduisent à des résultats très comparables (Barkman, 1969 ; Leblanc, 1971). Ce sont : l'estimation du nombre d'espèces présentes dans une aire déterminée et sur un choix précis de substrats ; l'étude de la répartition d'un nombre limité d'espèces indicatrices ; plus ce nombre est élevé (trente-cinq pour Delzenne, 1973), plus les résultats sont précis ; le calcul de l'indice de pureté de l'air (Sloover, 1971) déterminé en chaque point par le nombre d'espèces présentes sur des substrats bien définis, leur degré de vitalité et de recouvrement, et leur indice de toxiphobie. Comparées aux techniques classiques d'étude de la pollution, par des analyses d'air ambiant, par exemple, ces méthodes présentent deux grands avantages : leur rapidité (quelques semaines au lieu de plusieurs années) et leur faible prix de revient



D. Pichon - Atlas Photo

(pas d'appareillage coûteux et pour la seconde méthode possibilité de former rapidement le personnel requis). Elles méritent donc d'être développées.

Utilisation

L'emploi des Lichens en teinturerie (orseille) est aujourd'hui abandonné. Par contre, ils sont encore utilisés pour la fabrication de pâtes pectorales et en parfumerie, soit comme stabilisateur, soit comme base de parfum. Dans le Grand Nord, ils sont pâturés par les grands herbivores (caribous, rennes), ce qui représente un certain danger pour les populations autochtones. En effet, les Lichens accumulent des substances radioactives polluant la chaîne alimentaire jusqu'à l'homme.

CLASSIFICATION

Les Ascolichens devraient être inclus purement et simplement dans la classification des Ascomycètes, et on peut citer quelques tentatives dans ce sens (Fink, 1915 ; Nannfeldt, 1932 ; Ainsworth, 1971). En fait, on est encore loin d'une telle situation idéale, et, malgré le besoin qui s'en fait sentir, il paraît peu probable qu'elle se réalise bientôt. En effet, il faut tenir compte : de la longue tradition, encore vivante, qui fait des Lichens et des Champignons deux domaines totalement distincts; de la connaissance encore imparfaite, chez de nombreux Lichens et chez certains Discomycètes, de la structure des asques et de l'ontogénie des ascocarpes, critères fondamentaux de la classification des Ascomycètes; de la difficulté de situer pour cette raison les phylums d'Ascolichens et d'Ascomycètes non lichénisants les uns par rapport aux autres; enfin, des études anatomiques ou systématiques en cours qui remettent en cause, à l'intérieur même des classifications purement lichénologiques, la définition de genres et de familles apparemment bien établis (Cladoniacées, Usnéacées, *Lecidea*, etc.). C'est pourquoi nous adopterons la position prudente d'Ozenda et Clauzade (1970), et nous nous bornerons à exposer ici les grandes lignes de la classification de Zahlbruckner (1907). Cette classification est fondée essentiellement sur la morphologie des ascocarpes et les caractères des spores. Cependant, un rôle important est réservé, comme critères accessoires, à la nature de la gonidie et à la structure du thalle.

BASIDIOLICHENS

Contrairement aux Ascolichens, les Basidiolichens sont peu nombreux : sept genres, vingt espèces. Les uns sont des espèces tropicales, connues depuis longtemps, les autres sont des espèces européennes découvertes récemment. Tous sont des Basidiomycètes supérieurs néo-basidiés (à basides typiques). La plupart sont des Polyporales *lato sensu*, à hyménium à croissance continue. Trois seulement sont des Agaricales du genre *Omphalina*. Les gonidies sont tantôt des Cyanophycées appartenant au genre *Scytonema,* tantôt des *Coccomyxa* à enveloppe gélatineuse.

Basidiolichens tropicaux

Ils sont connus depuis le siècle dernier. Ils comptent une dizaine d'espèces, réparties en trois genres voisins *(Cora, Corella, Dictyonema)* à placer au voisinage des Thélophoracées mais inconnus, semble-t-il, à l'état libre.

Dans le genre *Cora*, ce qui est décrit sous le nom de thalle est le carpophore formé d'auvents arrondis, simples ou multiples et zonés en dessus. Ils sont constitués d'un cortex supérieur, d'une couche gonidiale et d'une médulle épaisse. La face inférieure est garnie de papilles où est localisé l'hyménium. Dans le genre *Corella*, le cortex supérieur fait défaut.

Basidiolichens européens

Diverses espèces ont été décrites depuis 1950 : trois *Omphalina* (Agaricales), deux Clavariacées, un *Corticium* et un *Stereum*.

Dans tous les cas cités, l'Algue est un *Coccomyxa* à enveloppe gélatineuse. Le thalle est formé par le mycélium; il peut être de deux types décrits depuis longtemps comme Lichens imparfaits. Dans le type *Botrydina*, le thalle est crustacé, vert vif et un peu gélatineux à l'état humide. Dans le type *Coriscium*, celui d'*Omphalina luteolilacina*, il est squamuleux, formé d'écailles arrondies vert vif en dessus, blanches en dessous. Les carpophores naissent sur ce thalle. Ceux des *Omphalina* et des Clavariacées ne sont pas lichénisés.

HYPHOLICHENS

On groupe dans les Hypholichens un petit nombre d'espèces toujours stériles et donc difficiles à déterminer. Il s'agit notamment des *Lepraria*, se présentant comme des croûtes pulvérulentes, à contours plus ou moins nets, et formés d'un mélange d'Algues et d'hyphes. Le *Lepraria aeruginosa*, un peu bleuté, est commun sur les sols siliceux.

BIBLIOGRAPHIE

ABBAYES H. des, Traité de lichénologie, *Encycl. biol.* 41, Lechevalier, Paris, 1951 ; les Lichens *in Botanique*, pp. 405-439, 1963; *Précis des sciences biologiques*, Masson, Paris. - AHMADJIAN V., *The Lichen Symbiosis*, Blaisdell, Toronto, 1967. - AHMADJIAN V., HALE M. E., *Lichens*, Academic Press, New York, 1973. - ALVIN K. L. et KERSHAW K. A., *The Observer's Book of Lichens*, Warne, London, 1963. - BARKMAN J. J., *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*, Van Gorcum, Pays-Bas, 1958. - BOISTEL A., *Nouvelle Flore des Lichens*, Librairie générale de l'enseignement, Paris, 1900. - CHADEFAUD M., les Végétaux non vasculaires (cryptogamie) *in* CHADEFAUD et EMBERGER, *Traité de botanique systématique*, t. 1, Masson, Paris, 1960 ; les Asques et la systématique des Ascomycètes, *Bull. soc. myc. Fr.*, 99, pp. 127-170, 1973. - CHADEFAUD M., LETROUIT-GALINOU M. A., JANEX-FAVRE M. C., Sur l'origine phylogénétique et l'évolution des Ascomycètes des Lichens *in Colloque sur les Lichens* (1967), *Mémoires Soc. bot. Fr.*, 1968. - CULBERSON Ch. F., *Chemical and Botanical Guide to Lichen Products*, Univ. North Carolina Press, Chapell Hill, 1969. - FREY E., *Lichens, Petits Atlas Payot* n° 62, Payot, Lausanne, 1970. - GALLOE O., *Natural History of the Danish Lichens*, 9 vol., Copenhague, 1927 à 1954. - HALE M. E., *Lichen Handbook*, Washington Smithsonian Institution, Washington, 1961 ; *The Biology of Lichens*, Arnold, Londres, 1967. - HENSSEN A., JAHNS M., *Lichenes*, Thieme, Germany, 1973. - JANEX-FAVRE M. C., Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques Pyrénolichens, *Rev. bryol. lichénol.*, 37, pp. 421-650, 1970. - KLEMENT O., Prodromus der Mitteleuropaischen Flechtengesellschaften, *Feddes Repert.*, beih. 135, pp. 5-194, 1955. - LANGE O., SCHULZE E. D., KOCH W., Experimentellökologische Untersuchungen an Flechten der Negew Wüste III, *Flora*, 159, pp. 525-528, 1970. - LEBLANC F., Possibilities and Methods for Air Pollution on the Basis of Lichen Sensivity, *Mitt. forstl. Bundes Versuch. Wien*, 92, pp. 103-126, 1971. - LETROUIT-GALINOU M. A., The Apothecia of the Discolichens, *Bryologist*, 71, pp. 297-327, 1968 ; les Algues des Lichens *in Colloque sur les Lichens*, 1967, *Mémoires soc. bot. Fr.*, 1968, pp. 35-77 ; les Asques des Lichens et le type archæascé, *Bryologist*, 76, pp. 30-47, 1973. - OZENDA P., Lichens *in Handbuch der Pflanzenanatomie*, bd 6, t. 9, Bornträger Berlin, 1963. - OZENDA P., CLAUZADE G., *les Lichens, étude biologique et flore illustrée*, Masson, Paris, 1970. - POELT J., *Bestimmungschlüssel europaischen Flechten*, Cramer, Lehre, 1969. - SMITH D. C., The Biology of Lichen Thalli, *Biol. Rev. (G. B.)*, 37, pp. 537-570, 1962 ; The Movement of Carbohydrates from Alga to Fungus in Lichens *in Colloque sur les Lichens (1967)*, *Mémoires soc. bot. Fr.*, pp. 126-133, 1968. - SOUCHON C., *les Lichens*, coll. Que sais-je ?, P.U.F., Paris, 1971. - ZAHLBRUCKNER A., Specieller teil *in Engler-Prantl, Die Naturlichen Pflanzenfamilien It. I abt. Lichenes*, Engelman, Leipzig, 1907.



D. Pichon - Atlas Photo



B. Mallet - Jacana

▲ *Evernia prunastri, ou mousse des chênes, est utilisé pour la fabrication de certains parfums.*

◀ *Thamnolia vermicularis, dont les apothécies n'ont jamais été observées, est classé dans les Hypholichens.*

Page ci-contre :
◀ *Certains Lichens sont particulièrement sensibles à la pollution atmosphérique ; leur présence ou leur absence atteste la plus ou moins grande pureté de l'air.*



C. Nardin - Jacana

LES BRYOPHYTES

▲ *Peuplement de Bryophytes en coussinets avec prédominance de* **Polytrichum** *dans un bas-fond tourbeux.*

Le nom Bryophytes (du grec βρύον = Mousse et φυτόν = plante) est attribué à un groupe de plantes chlorophylliennes comprenant près de trente mille espèces. Ces Végétaux, connus aussi sous le nom de Muscinées, mesurent de 1 mm à quelques centimètres et jusqu'à 25 cm, exceptionnellement 50-70 cm. Ils forment des touffes ou des gazons sur le sol, dans les fentes des rochers, sur les murs, sur les écorces, sur les feuilles des Végétaux supérieurs.

Une Muscinée comprend deux parties : le *gamétophyte* dont les cellules sont à *n* chromosomes, qui constitue la phase dominante de la plante et sur lequel naissent les gamètes; le *sporophyte,* dont les cellules ont 2 *n* chromosomes, de dimensions plus réduites et qui porte les spores. Ces deux parties n'ont pas un développement concomitant : l'une précède l'autre. On dit qu'il y a « alternance de générations » ou « alternance de phases ».

Morphologie. Développement

Voyons la composition et le développement de ces deux phases :

Le gamétophyte

La spore. Origine de toute la plante, la spore, élément libre, presque toujours unicellulaire, sphérique ou tétraédrique, mesure souvent 8 à 20 μ, parfois 60 à 120 μ, exceptionnellement 250 μ. Jaune, brune, rougeâtre ou noire, elle reste lisse ou s'orne de papilles, de tubercules, d'aiguillons, d'alvéoles. Son contenu (cytoplasme, noyau, chloroplastes, gouttes huileuses) est entouré d'une enveloppe mince, l'intine, protégée par une exine souvent plus épaisse et ornée.

Le protonéma. En milieu humide, la spore germe : sa paroi se déchire, laisse sortir un tube germinatif qui s'allonge, se divise, formant un protonéma soit filamenteux, et alors simple ou ramifié, soit en forme de lame.

La tige feuillée. Le thalle. Sur ce protonéma s'individualise une cellule initiale, généralement tétraédrique, à trois faces actives, qui produira soit une tige feuillée, soit un thalle.

La tige, nommée aussi caule ou caulidium, est simple ou ramifiée et se fixe au substrat par des rhizoïdes, filaments très ténus. Elle présente parfois une structure complexe et possède des hydroïdes, cellules longues à parois minces, dépourvues de cytoplasme et qui jouent le rôle de conducteurs d'eau, des leptoïdes, cellules allongées à cytoplasme réduit, contenant un noyau, ayant, sur les parois latérales, des plages criblées et qui conduisent les substances nutritives. Ces éléments correspondent à un xylème et à un phloème primitifs. Ils diffèrent de ceux des Végétaux supérieurs par l'absence de lignine.

Sur la tige, les feuilles (ou phyllidies) se disposent soit latéralement, soit le long d'une spire. Chez certaines Hépatiques, on trouve, outre les deux rangées de feuilles latérales, un rang de feuilles ventrales, de forme particulière, nommées amphigastres.

Les feuilles, toujours dépourvues de stomates, sont généralement unistrates, marginées ou non, entières ou dentées et, chez un grand nombre de Mousses, pourvues d'une ou de deux nervures.

Le thalle est une lame verte, simple ou ramifiée, plus ou moins épaisse, à symétrie dorsiventrale, à structure peu différenciée ou plus complexe.

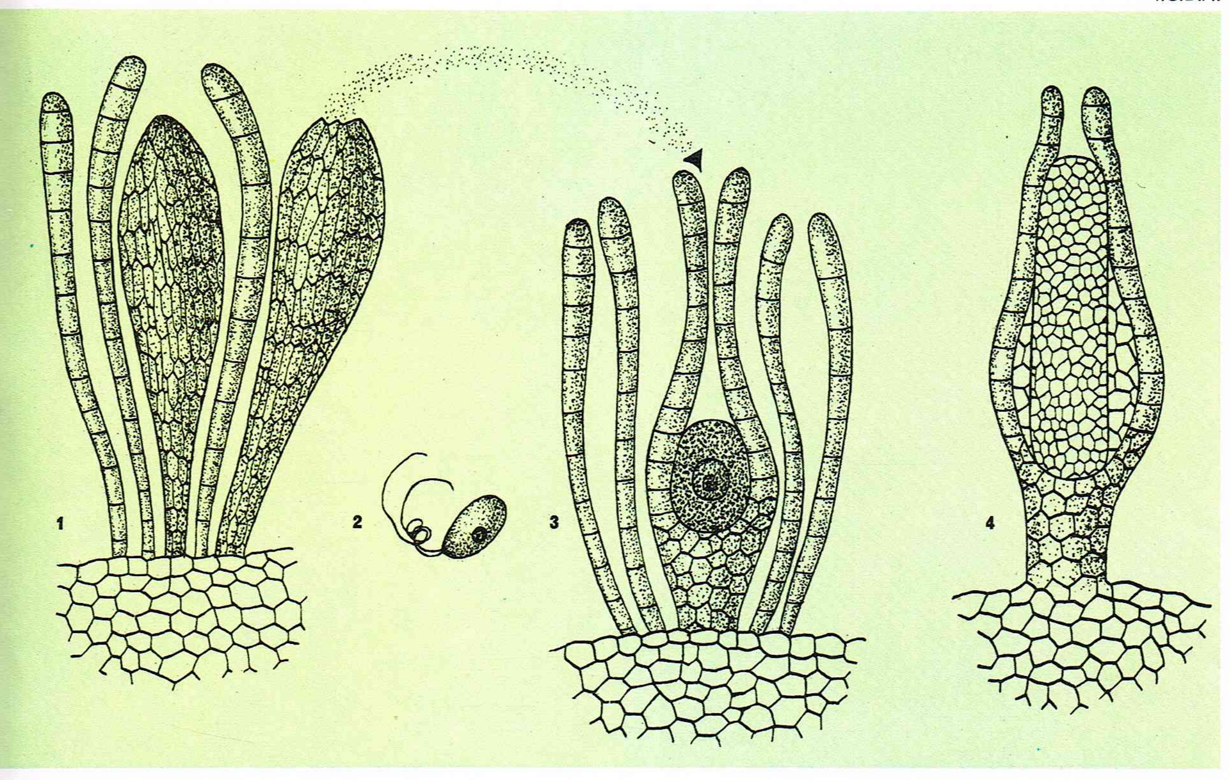
Les organes reproducteurs. Les tiges et les rameaux portent, latéralement ou à leur sommet, des inflorescences mâles ou des inflorescences femelles, ou bien, à la fois, des inflorescences mâles et des femelles. Anthéridies et archégones sont protégés par des bractées. Chez les Hépatiques à thalle, ils sont enfoncés dans le thalle ou portés par des carpophores.

Les anthéridies se présentent souvent comme de petites sphères pédonculées et, parfois, comme des bouteilles à col large. Elles contiennent les anthérozoïdes biciliés, gamètes mâles qui, libérés, se déplacent dans des gouttelettes d'eau.

Les archégones, en forme de bouteilles à col long et étroit, contiennent chacun une oosphère, gamète femelle qui n'est jamais libéré hors du ventre de l'archégone.

L'ensemble des organes que nous venons de décrire constitue le gamétophyte dont chaque cellule possède

I.G.D.A.



▲ *Représentation schématique des organes reproducteurs de Bryophytes.*
1 - Anthéridies mêlées de paraphyses (filaments stériles).
2 - Anthérozoïde bicilié.
3 - Archégone avec oosphère.
4 - Archégone après fécondation renfermant l'embryon.

un nombre haploïde de chromosomes qui est égal au minimum à quatre.

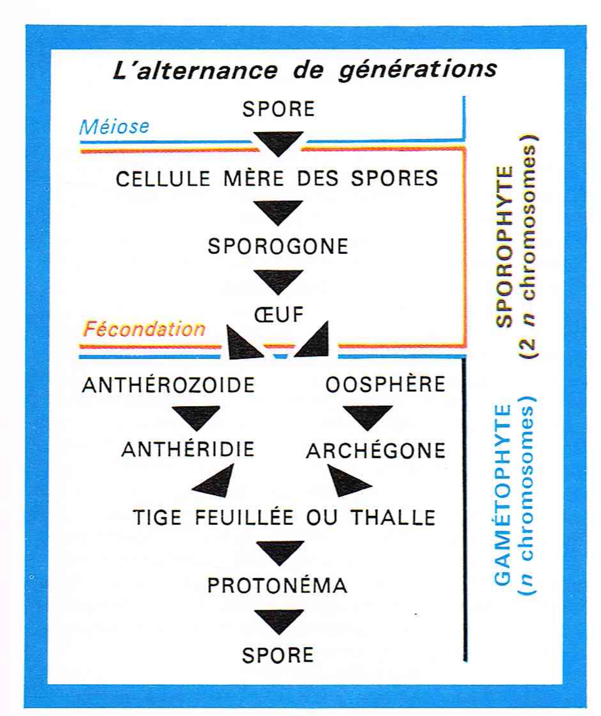
Le sporophyte

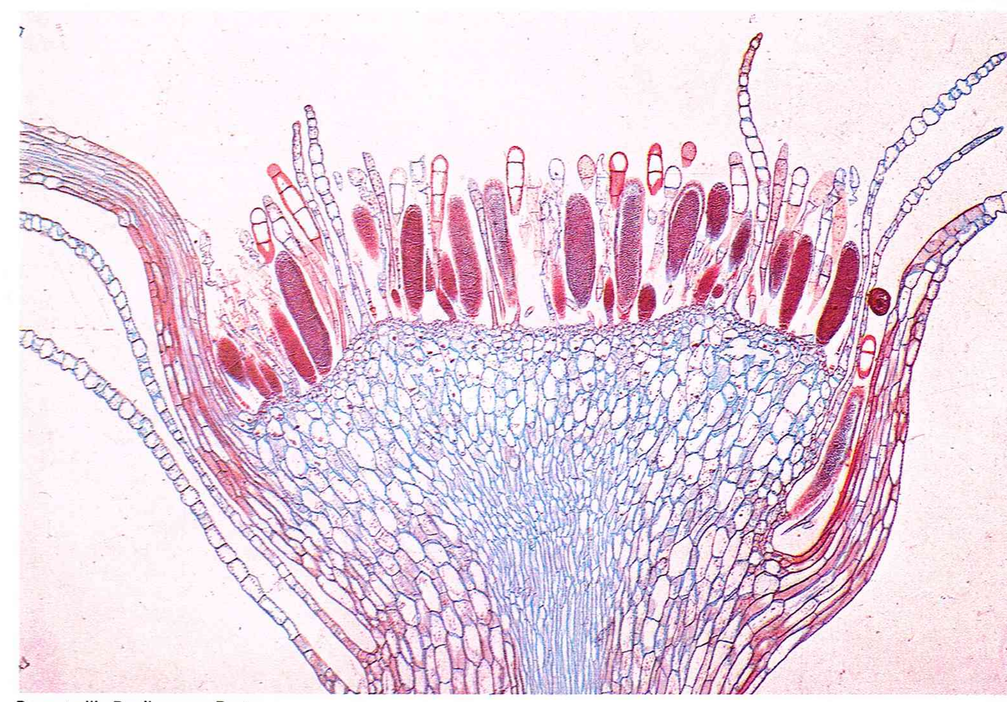
Lorsqu'un anthérozoïde arrive au contact d'un archégone, il pénètre dans le col, atteint l'oosphère qu'il féconde et qui devient un œuf ou zygote à 2 *n* chromosomes. Dès ce moment, la phase sporophytique est commencée.

Le zygote, unicellulaire, se divise en deux cellules. La cellule inférieure va produire un pédicelle (ou soie ou séta) et, à la base du pédicelle, un pied, ou suçoir, qui implante le sporophyte dans le gamétophyte où il puise certains éléments nutritifs. La cellule supérieure, quant à elle, produira la capsule.

A l'intérieur de la capsule, une assise sporogène, l'archésporium, donne les cellules mères des spores à 2 *n* chromosomes. Chaque cellule mère subit la méiose (réduction chromatique) et devient une tétrade, ensemble de quatre spores qui, bientôt, se séparent les unes des autres. Dans certaines capsules, des élatères accompagnent les spores. Ce sont des cellules souvent très allongées, qui meurent rapidement et dont la paroi porte un ou plusieurs épaississements spiralés. Par temps sec, elles s'agitent et projettent les spores hors de la capsule.

Beaucoup de Bryophytes se propagent par multiplication végétative. Aucun sporophyte ne se forme puisqu'il n'y a pas de fécondation. La plante se trouve réduite au gamétophyte ; toutes ses cellules restent à *n* chromosomes.

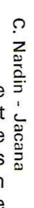




Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▼ *Section longitudinale d'une inflorescence mâle de* Mnium *vue au microscope, montrant les anthéridies mêlées aux paraphyses.*

▲ Marchantia polymorpha : *coupes à propagules vues latéralement.*



Bryophytes

1) Hepaticopsida
- Ordre des Marchantiales
- Ordre des Jungermanniales
  - *Sous-ordre des Anacrogynes*
  - *Sous-ordre des Acrogynes*
- Ordre des Sphærocarpales
- Ordre des Takakiales

2) Anthoceropsida

3) Sphagnopsida
- Ordre des Protosphagnales (fossiles)
- Ordre des Sphagnales

4) Andreaeopsida

5) Bryopsida

HEPATICOPSIDA

Le nom « Hépatique » suggère une ressemblance entre l'aspect des thalles de *Marchantia polymorpha* et celui des lobes d'un foie. Il pourrait aussi rappeler que certaines espèces ont été utilisées pour le traitement des maladies de foie. Chez les auteurs grecs et latins, on avait attribué le nom « Lichen » au *Marchantia* et ce nom lui a été conservé jusqu'au XVIe siècle.

On compte environ dix mille espèces d'Hépatiques réparties en près de trois cents genres groupés en quatre ordres : Marchantiales, Jungermanniales, Sphærocarpales, Takakiales.

Marchantiales

Elles forment un ordre comprenant environ vingt-cinq genres et trois cents espèces. Les unes ont un gamétophyte et un sporophyte complexes : ce sont les Marchantiacées ; les autres ont une organisation plus simple : ce sont les Ricciacées.

Le gamétophyte des Marchantiacées est un thalle à symétrie dorsiventrale, atteignant jusqu'à 10 cm de longueur, toujours pluristrate, ayant une partie médiane plus épaisse. Dans le tissu du thalle, on distingue : un épiderme supérieur percé de pores ; au-dessous, un tissu lacuneux à nombreuses chambres aérifères, très chlorophyllien, puis un tissu compact parenchymateux moins riche en chlorophylle ; enfin, un épiderme inférieur portant des écailles de forme particulière à chaque espèce et des rhizoïdes servant à l'ancrage et à l'absorption de l'eau et des substances minérales, les uns lisses, les autres à paroi interne couverte de tubercules. Le tissu parenchymateux contient de l'amidon et des oléocorps en grosses gouttes réfringentes. Les pores présentent une organisation complexe : les cellules qui les bordent ont un nombre et une disposition constants dans une espèce donnée.

Le thalle s'accroît par la division d'une rangée de cellules apicales et non par une seule initiale. La multipli-

cation végétative se produit lorsque l'une des divisions du thalle se trouve isolée de la plante mère. Chez les *Marchantia* et la lunulaire, le thalle porte des coupes qui contiennent des propagules : il s'agit de petits disques épais de plusieurs assises de cellules, formés à partir d'une cellule du fond de la coupe, libérés et dispersés hors de la coupe et germant pour redonner une plante nouvelle.

Les organes mâles sont portés par des anthéridiophores, rameaux nés du thalle, minces, dressés, se terminant par un plateau lobé. A la partie supérieure de ce plateau naissent des anthéridies globuleuses, enfoncées dans des cavités et fixées au fond par un court pédoncule. Les anthérocystes sortent de l'anthéridie par sa partie supérieure et libèrent alors les anthérozoïdes biciliés.

Les organes femelles sont portés par des archégoniophores ayant la même origine que les anthéridiophores mais terminés par un disque profondément découpé en neuf lobes étroits (rayons) portant, en surface, des archégones. L'oosphère est fécondée par des anthérozoïdes entraînés dans une goutte d'eau. Les rayons se retournent alors et les archégones se trouvent disposés sous les rayons, le col dirigé vers le bas.

Dans le ventre de l'archégone, le zygote devient un embryon de deux cellules qui produiront le sporophyte : pied, séta et capsule. Le ventre s'épaissit en une calyptra qui enveloppe le jeune sporogone et est, elle-même, entourée par un périgyne ; enfin, l'involucre, production foliacée, protège l'ensemble.

Dans la capsule, à partir de l'archésporium, se forment spores et élatères. La séta, en s'allongeant, pousse la capsule hors de ses trois enveloppes. La capsule s'ouvre en plusieurs lobes. Les spores sont souvent petites et très nombreuses (trois cent mille par capsule chez *Marchantia polymorpha*) ou plus grosses et beaucoup moins abondantes. Les spores sphériques ont une déhiscence irrégulière ; les autres, tétraédriques, se déchirent suivant la marque triradiée. De chaque spore sort un protonéma constitué d'un tube germinatif, d'un rhizoïde germinatif, d'un quadrant (groupe de quatre cellules) qui donne un plateau à partir duquel naîtra le thalle.

Le gamétophyte des Ricciacées est un thalle de taille très inférieure à celui des Marchantiacées, en rosette de quelques millimètres de diamètre, de structure très simple. Il se compose d'un épiderme supérieur ayant de minuscules perforations (sans organisation comparable à celle des pores des Marchantiacées), d'un tissu palissadique ou lacuneux, d'un tissu ventral compact et d'un épiderme inférieur portant des rhizoïdes et des écailles. On ne trouve pas d'oléocorps dans les cellules, sauf chez les *Ricciocarpus*. Le nombre de chromosomes est généralement égal à huit ou à un multiple de huit (neuf chez les Marchantiacées). La croissance du thalle se fait par quelques cellules initiales situées à l'apex du thalle.

Anthéridies et archégones sont enfoncés dans le thalle et non munis d'enveloppes spécialisées.

La capsule reste incluse dans le thalle. Elle contient des spores mais aucune élatère.

Les spores, relativement grosses (40 à 130 μ), tétraédriques, ornées d'alvéoles limités par des murets portant des tubercules, germent par la face distale.

La multiplication végétative s'effectue par isolement de fragments de thalle et, dans quelques espèces, par des tubercules formés à la face inférieure du thalle qui perpétuent la plante pendant la saison sèche.

Jungermanniales

Dans l'ordre des Jungermanniales, le plus riche en genres et en espèces, l'axe est généralement produit, à partir du protonéma, par une cellule apicale tétraédrique à face supérieure convexe et à trois faces latérales actives, ce qui explique la symétrie triradiée de la plante. Chez certaines espèces, l'apicale, lenticulaire, donne seulement deux segments latéraux, d'où la constitution d'un axe à symétrie dorsiventrale. La cellule apicale engendre donc soit une tige, soit un thalle.

Le thalle est une lame ramifiée, épaisse d'une ou plusieurs assises de cellules, à structure très simple. Chez *Pallavicinia* et *Symphyogyna*, cette structure devient plus complexe, un ou deux faisceaux de tissu conducteur étant inclus dans la partie médiane du thalle.

La tige se compose de cellules médullaires entourées d'une écorce. Parfois les cellules corticales forment une



C. Nuridsany - Atlas Photo



H. Bischler

▲ **Marchantia polymorpha *(en haut)* et Metzgeria *(en bas)* appartenant *respectivement à l'ordre des Marchantiales et au groupe des Jungermanniales Anacrogynes.***



S. Jovet

◄ ***Thalles en rosette de* Riccia lamellosa.**

H. Chaumeton - Jacana

▲ *Tiges feuillées de* Madotheca, *Jungermanniale Acrogyne.*
▼ *Thalle de* Fossombronia *portant des pédicelles hyalins et des capsules sphériques sombres.*

H. Bischler



enveloppe hyaline importante retenant l'eau. Sur la tige, à partir de segments venus de la cellule apicale, se développent les rameaux et les feuilles qui, comme celles des Phanérogames, ont une fonction photosynthétique. Deux rangées de feuilles se forment de part et d'autre de la tige. Souvent, une troisième rangée apparaît sur la face ventrale de la tige, donc entre les deux rangées latérales : ce sont les amphigastres dont la forme diffère de celle des feuilles latérales.

Le long de la tige, mais seulement sur la face ventrale, naissent des rhizoïdes, longs tubes unicellulaires, hyalins ou teintés de brun clair, parfois de violet par la présence d'anthocyanes. Ils fixent la plante à son support et ont sans doute aussi un rôle d'absorption.

Les cellules du gamétophyte contiennent des oléocorps, petites masses réfringentes mesurant quelques microns, de composition très complexe (huiles essentielles), homogènes ou formées par la coalescence de plusieurs gouttelettes. Leur forme, leur nombre, leur grandeur, leur disposition dans certaines cellules sont propres à chaque espèce. Ils n'existent pas dans les cellules des Mousses.

Sur les divers éléments du gamétophyte apparaissent très souvent des propagules qui multiplient la plante végétativement : rameaux détachés de la plante mère, petits disques unistrates et pluricellulaires nés d'une cellule foliaire, fragments de feuilles *(Radula)*, périanthes caducs, petits corps unicellulés ou bicellulés venant de la marge de la feuille *(Cephaloziella)* ou se développant au sommet d'une tige *(Calypogeia)*. Chez les *Blasia*, la surface du thalle produit de petites masses étoilées qui se libèrent. Chez les *Riccardia*, les propagules naissent à l'intérieur des cellules épidermiques. Certains *Fossombronia* et *Petalophyllum* forment des tubercules au sommet de l'axe qui restent vivants lorsque la plante meurt et reproduiront un nouvel individu à la saison des pluies suivante.

Les anthéridies des Jungermanniales sont sphériques ou ovoïdes et plus ou moins longuement pédicellées, logées, chez les espèces à tige feuillée, dans l'axe de feuilles modifiées que l'on nomme bractées ou feuilles périgoniales.

Les archégones apparaissent à l'apex de la tige, groupés par cinq à vingt. Ils sont, en général, protégés par des feuilles modifiées soudées en un périanthe cylindrique, orné de crêtes, de plis, parfois couvert de tubercules, lui-même entouré de bractées ou feuilles périchétiales. Un seul archégone est fécondé, rarement deux. La protection de l'archégone peut se réduire à une simple écaille *(Fossombronia)* ou à des papilles ou des lamelles *(Riccardia)*. Parfois elle devient très complexe. Ainsi, dans les *Calypogeia*, le petit rameau qui porte l'archégone s'allonge de façon à envelopper complètement le jeune sporophyte, formant un marsupium souterrain duquel sortira la capsule mûre.

L'oosphère fécondée devient un zygote dont les divisions successives forment le sporophyte qui est composé d'un pied qui pénètre plus ou moins dans la tige et joue le rôle d'organe de fixation et d'absorption ; d'une séta d'abord très courte et qui s'allonge seulement à la maturité de la capsule, transparente, très délicate, turgescente ; d'une capsule brun sombre, sphérique ou ovoïde, presque toujours déhiscente par quatre valves, sauf dans les *Fossombronia* où elle se déchire à maturité. La paroi capsulaire possède une à dix épaisseurs de cellules présentant sur leurs parois minces des épaississements annulaires ou noduleux qui jouent un rôle dans l'ouverture de la capsule.

La capsule contient des spores et des élatères. Les spores, sphériques, sont petites (6 à 20 μ) et très nombreuses ou plus grandes (50 à 60 μ), et alors beaucoup moins nombreuses dans chaque capsule. La paroi sporale est mince et peu ornée, cependant, parfois, l'exine se couvre d'aiguillons ou d'épaississements en tablettes *(Fossombronia)*. Chez les *Pellia* et certaines Lejeunéacées, les spores commencent à germer dans la capsule, de sorte que c'est déjà un jeune protonéma et non une spore qui sort de la capsule.

Le mode de germination et la phase protonémique montrent des variations importantes correspondant à un certain nombre de types reconnus, basés sur l'aspect filamenteux, cylindrique ou globuleux du protonéma, sur le nombre de faces actives de l'initiale, sur la forme des feuilles primaires et des feuilles juvéniles.

L'ordre des Jungermanniales a été divisé en deux sous-ordres :

1) Les Jungermanniales Anacrogynes comprennent les espèces à gamétophyte thalliforme donc à symétrie dorsiventrale dont l'initiale, lenticulaire, produit seulement des segments latéraux qui développent soit des lobes incomplètement divisés rappelant des feuilles *(Fossombronia, Blasia)*, soit de véritables lames unistrates ou pluristrates *(Metzgeria, Riccardia)*. Sur ce thalle, les archégones naissent latéralement.

2) Les Jungermanniales Acrogynes comprennent les espèces à tige feuillée, donc à symétrie bilatérale, dont l'initiale a trois faces actives. L'archégone naît à l'extrémité de la tige, arrêtant ainsi la croissance de celle-ci.

Sphærocarpales

Ce sont de petites plantes formées d'un thalle mesurant environ 1 cm de diamètre, sans pores, mince, verdâtre, fixé au sol, à cellules dépourvues d'oléocorps. Sur ce thalle apparaissent de petits involucres en forme de bouteille ouverte au sommet. Un involucre entoure les archégones puis le sporophyte formé d'une capsule à pédicelle court, contenant des spores ornées et des cellules nourricières qui, contrairement aux élatères, ne portent jamais d'épaississements spiralés.

Chez les *Riella,* le thalle est une lame hélicoïdale dressée au fond des lacs peu profonds ou dans les étangs saumâtres.

Takakiales

Cet ordre découvert récemment (1958), composé seulement de quelques espèces, présente une organisation fort différente de celle des autres Hépatiques.

Le gamétophyte comprend une tige cylindrique dépourvue de rhizoïdes et des feuilles bi- ou trifides jusqu'à la base, à segments cylindriques ayant chacun une ou plusieurs rangées de cellules internes entourées d'une couronne de cellules épidermiques. L'archégone est nu (donc, il n'est jamais entouré d'un périanthe) et placé dans l'axe des feuilles. Les cellules possèdent seulement quatre chromosomes comme chez certaines Algues vertes ; c'est le nombre le plus bas chez les Bryophytes.

Les Takakiales, séparées des autres Bryophytes par tous ces caractères, semblent correspondre à un groupe de type ancestral.

ANTHOCEROPSIDA

Ce petit groupe de plantes comprend moins de trois cents espèces mais son importance est grande pour l'étude de l'évolution des Bryophytes.

Le gamétophyte est un thalle dorsiventral à croissance apicale, vert sombre, lobé, épais de plusieurs assises de cellules, retenu au sol par des rhizoïdes à parois lisses. Sur la face ventrale, quelques cavités remplies de mucilage s'ouvrent par des pores ; elles sont souvent envahies par des nostocs qui entrent par les pores. Dans l'intérieur du thalle passent parfois des cavités tubulaires mucilagineuses.

Les cellules du thalle ont, contrairement à celles de tous les autres Bryophytes, un seul chloroplaste (parfois deux et jusqu'à douze) contenant un pyrénoïde. Le noyau possède cinq chromosomes.

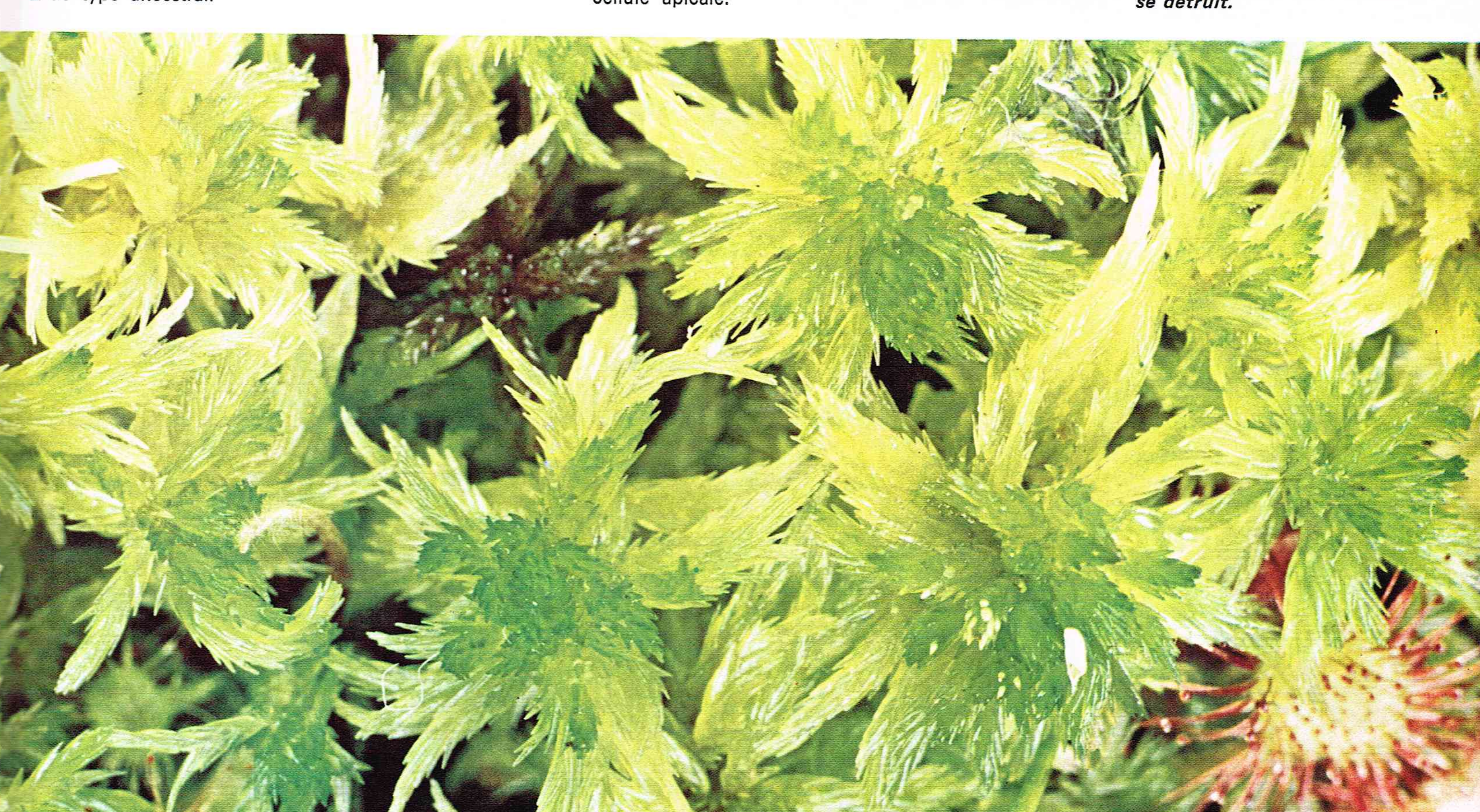
La multiplication végétative s'effectue par des propagules ou par des tubercules formés sur la face ventrale et qui restent vivants lorsque le thalle meurt.

Les anthéridies naissent sur la face dorsale du thalle par groupes de deux à quatre dans une même chambre anthéridiale. Les archégones apparaissent près des points de croissance, dans de petites dépressions.

Le sporogone, à maturité, comprend un pied bulbeux et une très longue et mince capsule (jusqu'à 15 cm de longueur) qui se dresse sur le thalle. Il n'y a pas de séta entre le pied et la capsule. Celle-ci est formée de deux valves accolées, d'une columelle centrale et d'un cylindre de tissu sporogène situé entre la columelle et les valves. Ce dernier donne les spores et les élatères. A l'extérieur de la capsule se trouvent des stomates. La partie méristématique, celle qui forme les spores et les élatères, se localise à la base de la capsule, de sorte que les spores les plus âgées se trouvent au sommet de celle-ci, les très jeunes à la base. La déhiscence de la capsule se produit au niveau des spores mûres. Les deux valves se séparent donc à partir du sommet (en fait, un peu audessous du sommet, celui-ci étant stérile), et la déhiscence progresse peu à peu vers la base de la capsule. Pendant ce temps, les élatères, formées de quelques cellules dont les parois sont localement épaissies, poussent les spores au-dehors.

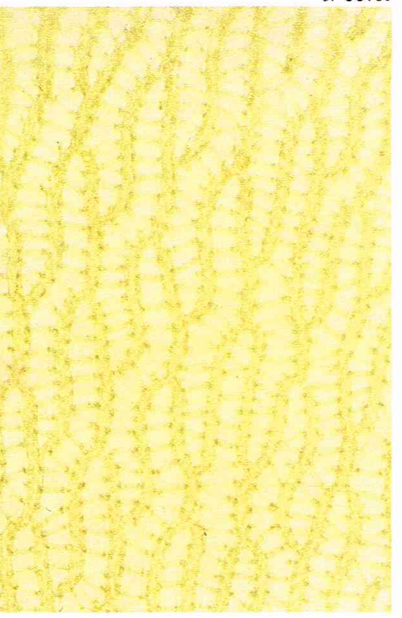
Les spores sont tétraédriques, mesurent environ 30 à 50 μ. De fins tubercules ornent leur exine. Le tube germinatif sort par la face triradiée de la spore, forme un quadrant puis un thalle qui se développe à partir d'une cellule apicale.

H. Chaumeton - Jacana



▼ ***Bouquets de rameaux feuillés terminant des tiges de Sphaignes. Le gamétophyte croît continuellement par le sommet tandis que la base se détruit.***

G. Jovet



▲ *Tissu de Sphaigne (chlorocystes et hyalocystes) vu en plan au microscope.*

SPHAGNOPSIDA

Les Sphaignes actuelles appartiennent toutes au genre *Sphagnum* qui constitue à lui seul l'ordre des Sphagnales. Elles existent sous toutes les latitudes, en plaine et en montagne, toujours dans des lieux mouillés ou humides, dans les eaux acides, au bord des lacs, des ruisseaux, dans les fossés inondés, dans les tourbières du nord de l'Europe, dans les placettes tourbeuses.

Le gamétophyte des Sphaignes croît continuellement par son sommet, et sa base se détruit en même temps. Les débris, mêlés à ceux des Phanérogames vivant dans la tourbière, s'accumulent et sont comprimés sous le poids de la couche nouvelle en formation. Ainsi se constitue la tourbe. En dilacérant des fragments de tourbe, on y reconnaît des brins de tissu de Sphaignes.

La tige, longue de quelques centimètres à 50 ou 60 cm, possède, seulement à l'état jeune, des rhizoïdes cloisonnés et porte des feuilles caulinaires et des rameaux couverts de feuilles raméales. La plante entière est teintée de vert pâle, de jaunâtre, de rose ou de violacé. La croissance de la tige s'effectue grâce à une cellule apicale tétraédrique à trois faces actives.

La tige comprend : un tissu central de cellules à parois minces ; un anneau de cellules petites, à parois épaisses et souvent fortement teintées ; extérieurement, une ou plusieurs assises de cellules de grande taille, hyalines, à parois minces, dépourvues de cytoplasme, munies parfois de pores et d'épaississements spiralés et qui permettent la circulation de l'eau ; enfin chez certaines espèces, à l'extérieur de la tige, des cellules lagéniformes, c'est-à-dire en forme de bouteilles dont le col est retourné sur l'extérieur et ouvert.

Les feuilles se disposent en spirale avec une divergence de 2/5. Chaque feuille, dans sa jeunesse, croît par le fonctionnement d'une cellule apicale puis la croissance devient basale. Son tissu comprend : les chlorocystes, cellules longues et étroites, sinueuses, chlorophylliennes ; les hyalocystes, cellules longues et larges, losangiques, hyalines, mortes, gonflées d'eau, à parois munies de fibres et percées de pores. Ainsi, la structure particulière de la tige et des feuilles permet l'absorption de l'eau chez ces plantes qui, à l'état adulte, sont dépourvues de rhizoïdes.

La multiplication végétative s'effectue par la chute de certains rameaux qui, libérés, vivent indépendamment, ou de petits bourgeons formés sur la tige et les feuilles. Les inflorescences mâles constituent des rameaux situés près du sommet de la tige, à feuilles très rapprochées les unes des autres. Dans l'axe de chaque feuille se trouve une anthéridie presque sphérique portée par un long pédoncule et d'où s'échappent les anthérozoïdes biciliés.

Les archégones, solitaires ou groupés par deux à cinq, naissent sur de courts rameaux. Un périchétium, ensemble de feuilles assez larges, les protège. Généralement, un seul archégone est fécondé. La division du zygote donne une capsule sphérique portée par un pied bulbeux. La séta, ici extrêmement réduite, correspond seulement à un rétrécissement entre le pied et la capsule.

La capsule, sphérique, se ferme par un opercule bombé. Sa paroi comprend quatre à six assises de cellules et porte des stomates que l'on dit non fonctionnels. A l'intérieur, dans la partie centrale, se trouve une columelle. Un sac sporifère se dispose en dôme au-dessus d'elle. La capsule s'insère dans la partie supérieure et renflée d'un pseudopode qui n'appartient pas au sporophyte mais au gamétophyte et qui correspond au prolongement de l'axe du rameau porteur de l'ancien archégone. A maturité, par la sécheresse, elle se comprime latéralement et devient cylindrique. L'opercule est poussé violemment et un nuage de spores se trouve chassé au-dehors.

Les spores, petites, tétraédriques, germent par la face proximale qui se déchire suivant la marque triradiée. Un tube germinatif sort, donne un filament de deux à quatre cellules dont la cellule terminale agit comme une initiale à deux faces actives qui constituera un plateau très mince, le protonéma primaire attaché au substrat par des rhizoïdes. Plusieurs cellules marginales de ce protonéma donnent naissance, chacune, à un filament qui forme le protonéma secondaire. Vers la base de ce dernier apparaît un bourgeon dont une cellule tétraédrique devient la cellule apicale de la jeune tige.

Nous voyons que les Sphagnales présentent des caractères qui n'existent pas chez les autres Bryophytes. Cependant, des études détaillées ont montré certains points communs avec les autres classes de Muscinées.

L'ordre des Protosphagnales est connu seulement à l'état fossile, dans le Permien de l'Angaride (U.R.S.S.), par des rameaux feuillés parfaitement conservés. Leurs feuilles, comme celles de nombreuses Mousses, présentent une nervure médiane. Parfois existent aussi des nervures latérales : ce caractère manque dans toutes les Muscinées actuelles. Le tissu des feuilles est semblable à celui des Sphaignes.

Cette très courte description suffit à montrer l'intérêt considérable de cet ordre pour la compréhension de la phylogénie des Bryophytes.



C. Nardin - Jacana

▶ *Sphagnum, sommet d'une tige. L'accumulation des Sphaignes en milieu acide, à l'abri de l'air, donne naissance à la tourbe.*

ANDREAEOPSIDA

Les Andreaeopsida, peu nombreuses, se répartissent dans le monde entier mais surtout dans les régions arctique, antarctique, tempérée froide et en haute montagne. Leur gamétophyte ressemble à celui des Bryales. La tige, couchée sur les rochers, est dépourvue de vaisseaux conducteurs. Les feuilles possèdent une nervure ou en sont démunies.

Anthéridies et archégones forment des groupes à l'extrémité des rameaux; les unes sont entourées de feuilles périgoniales, les autres de feuilles périchétiales. Des filaments stériles nommés paraphyses accompagnent les organes sexuels.

Le sporogone comprend un pied épais fixé dans le gamétophyte, un col très court qui correspond à une très courte séta et, au-dessus, la capsule ovoïde. Au centre de la capsule se trouve une grosse masse de tissu stérile, la columelle. Le sac sporifère forme un dôme au-dessus d'elle. Il ne contient que des spores. Quand la capsule est mûre, l'axe qui portait l'archégone (donc appartenant au gamétophyte) s'allonge en un pseudopode comme chez les Sphaignes, et pousse la capsule au-dessus des feuilles périchétiales. La coiffe, venant également du gamétophyte, se rompt et sa partie supérieure reste au sommet de la capsule. La capsule s'ouvre par quatre valves qui s'écartent ou se rapprochent selon l'état hygrométrique de l'air mais restent soudées aux deux extrémités. Les spores peuvent alors sortir.

Les spores, lisses ou rugueuses, mesurent 15 à 40 μ. La germination commence à s'effectuer à l'intérieur de la spore. Il se forme donc une masse pluricellulaire enveloppée par l'exine. L'exine se déchire ensuite. Un filament apparaît. Il se ramifie, donnant des rameaux rampant sur le substrat, jouant le rôle de rhizoïdes et pénétrant dans les fentes des rochers; d'autres rameaux se dressent et deviennent chlorophylliens : ils correspondent à un protonéma sur lequel naissent des bourgeons dont une cellule devient une initiale à trois faces actives, origine de la tige et des feuilles.



M. Zigliara - Atlas Photo

▲ Racomitrium lanuginosum. *Tiges feuillées. Les feuilles se terminent par une large pointe hyaline.*

BRYOPSIDA

A cette classe appartiennent la plupart des Mousses. On les trouve dans toutes les régions, en plaine et en montagne, sur la terre, sur les écorces, dans les eaux douces.

Le jeune gamétophyte est constitué par un protonéma filamenteux comprenant d'abord un chloronéma, court filament vert issu de la spore, dont les cellules ont des cloisons perpendiculaires au filament, puis un caulonéma brun, ramifié, à cloisons cellulaires obliques, portant des rhizoïdes.

Sur ce caulonéma à croissance apicale, un ou plusieurs bourgeons apparaissent, portant à l'apex une cellule tétraédrique à trois faces actives qui donnera naissance à la tige feuillée. Quand la tige se forme, le protonéma disparaît; il est donc éphémère. Chez quelques espèces, il persiste même lorsque la tige a atteint son complet développement (*Pogonatum, Schistostega osmundacea* que l'on nomme la Mousse lumineuse car les parois bombées des cellules du protonéma réfléchissent la lumière, *Buxbaumia* dont la partie feuillée reste très réduite).

La tige, parfois très courte (quelques millimètres chez *Phascum, Archidium*), le plus souvent de taille moyenne (1 à 10 cm), peut atteindre 50 à 70 cm chez les *Dawsonia*. Certaines Mousses qui vivent dans l'eau comme les Fontinales et celles qui pendent des branches dans les régions tropicales mesurent aussi plusieurs décimètres de longueur.

La base de la tige porte des rhizoïdes longs, minces, ramifiés, pluricellulaires, à cloisons cellulaires obliques, généralement bruns ou rougeâtres.

La structure de la tige est assez souvent simple et comprend alors un cylindre central formé de longues cellules à parois minces et dépourvues de cytoplasme, une écorce qui entoure le cylindre central, un épiderme. Elle devient parfois beaucoup plus complexe, par exemple chez les Polytrichales, et présente un péricycle rudimentaire, des leptoïdes et des hydroïdes, donc un système conducteur primitif mais efficace. Dans les parties souterraines des tiges existent tous ces éléments, et leur disposition est encore plus complexe que dans la partie aérienne.

Les rameaux naissent d'une cellule corticale de la tige située au-dessous d'une feuille. Ils s'allongent par le jeu d'une cellule apicale tétraédrique.

Les feuilles se constituent grâce à une cellule à deux faces actives. Bientôt, cette cellule cesse son activité et l'allongement s'effectue par le jeu d'une cellule apicale. Entières ou dentées, marginées ou non, obtuses à l'apex ou aiguës et même parfois munies d'un long poil hyalin, elles présentent des formes extrêmement variées. Elles ont une disposition spiralée avec une divergence de 1/3, 2/3, 3/8, rarement 1/2 *(Fissidens, Schistostega)*. Elles possèdent souvent une ou deux nervures mais peuvent en être dépourvues. Leurs cellules présentent des formes diverses : hexagonales *(Mnium, Bryum)*, carrées ou rectangulaires *(Grimmia, Pottia)*, très allongées et étroites *(Brachythecium, Hypnum)*. Chez les Polytrichacées, sur la face ventrale de la feuille, des lamelles minces mais hautes de plusieurs cellules suivent le limbe du sommet jusqu'à la base. Les cellules de ces lamelles, riches en chlorophylle, semblent avoir un rôle assimilateur important; d'autre part, elles retiennent ou laissent passer l'eau par les espaces capillaires situés entre elles.

La multiplication végétative s'effectue de plusieurs façons : chute du sommet des rameaux ou de rameaux entiers détachés des touffes, production de rhizoïdes à la base des feuilles, formation des bulbilles *(Pohlia)* ou de lamelles pluricellulaires détachées des feuilles *(Orthotrichum lyellii)*. Chez *Tetraphis pellucida* ou *Aulacomnium androgynum*, les propagules naissent dans un réceptacle terminal ou en touffe au sommet des rameaux. Chez quelques *Bryum*, les propagules se forment sur les rhizoïdes et, bien colorés en rouge vif, ils rappellent une minuscule framboise.

Les anthéridies se forment en groupe au sommet des rameaux mâles (dans les espèces dioïques ou autoïques),



chacune à partir d'une cellule de l'apex qui devient une initiale de l'anthéridie. Des paraphyses, filaments stériles, se mêlent à elles. Le rôle de ces éléments reste inconnu mais on peut supposer qu'ils maintiennent autour des anthéridies une certaine humidité. L'ensemble anthéridies et paraphyses est entouré de feuilles périchétiales différentes, par leur forme, des feuilles végétatives.

Une anthéridie comprend un pied court et massif et le corps même de l'anthéridie, plus ou moins ovoïde, dont la paroi épaisse d'une seule assise de cellules entoure complètement la masse des anthérocytes qui deviendront les anthérozoïdes.

Chez les *Polytrichum*, cette inflorescence mâle forme une sorte de coupe au sommet des rameaux mâles. Comme les anthéridies ne naissent pas de la cellule apicale de l'axe, celle-ci continue à se diviser et produit un nouvel axe feuillé, au-dessus et à partir du centre de la coupe à anthéridies. Si ce rameau nouveau donne à son tour une coupe à anthéridies, on obtient deux coupes mâles superposées, à quelque distance l'une de l'autre.

Les archégones apparaissent à l'apex des rameaux femelles. Ils s'accompagnent aussi de paraphyses. Des feuilles périgoniales entourent ce groupe d'éléments. La cellule apicale du rameau femelle participe à la formation d'un archégone, la croissance du rameau se trouve donc arrêtée.

Les organes mâles et femelles peuvent être rassemblés sur la même plante (espèces monoïques), soit séparés sur des inflorescences différentes (espèces autoïques), soit mêlés dans la même inflorescence (espèces synoïques).

Un anthérozoïde ayant atteint l'archégone puis fécondé l'oosphère, le zygote se forme. Il se divise en deux cellules qui vont produire les trois parties du sporophyte. Le pied, court, conique, reste fixé à l'apex du rameau. La séta, longue et mince, bien développée avant la maturité de la capsule, comprend un cylindre axial conducteur d'eau entouré d'une écorce et d'un épiderme. Elle porte la capsule.

La capsule, cylindrique, pyriforme ou sphérique, comprend : à la base, une région stérile, extension de la séta, spongieuse mais traversée en son milieu par le prolongement du tissu axial de la séta et dont l'épiderme porte des stomates, nommée apophyse ; une urne, partie fertile de la capsule ; un opercule ; un péristome.

L'urne se compose de plusieurs éléments : au centre, une columelle de tissu stérile, reliée au tissu conducteur qui traverse l'apophyse ; autour de la columelle, un sac sporifère ; à l'extérieur du sac, la paroi capsulaire composée de quelques assises de cellules ; enfin, un épiderme pouvant porter des stomates.

Le sommet de l'urne est très complexe. Un anneau de cellules individualisées le borde. Cet anneau casse à la maturité des spores, libérant l'opercule. Le péristome se trouve fixé au bord de l'ouverture de l'urne. Il peut comprendre un ou deux rangs de dents (un endostome et un exostome) triangulaires, membraneuses, teintées de brun-rouge, portant des papilles et des épaississements transverses. Les dents, au nombre de huit, seize, trente-deux ou soixante-quatre, se réduisent parfois et deviennent très courtes ou disparaissent complètement. Chez *Funaria hygrometrica*, elles se disposent en spirale ; chez les *Barbula*, filiformes et très longues, elles constituent une mèche qui s'enroule sur elle-même.

Un opercule à bec court ou long et mince ferme l'urne. La coiffe couvre partiellement ou totalement la capsule.

Chez les Polytrichacées, l'urne n'a pas d'anneau. Elle est fermée par un épiphragme, disque sur lequel viennent se rabattre les soixante-quatre courtes dents à sommet arrondi du péristome.

A la maturité des spores, la capsule se dessèche ; l'anneau se rompt, l'opercule tombe, le péristome devient visible. Ses mouvements hygroscopiques ouvrent et ferment la capsule. Il laisse alors sortir les spores ou les retient. La séta, également hygroscopique, tourne sur elle-même, entraînant et secouant la capsule. Ces mouvements et ceux du péristome contribuent à la dispersion des spores dans le voisinage de la plante. Les capsules qui s'ouvrent ainsi sont dites stégocarpes. Dans certaines espèces, elles n'ont pas de système d'ouverture spécialisé : elles se déchirent irrégulièrement ; ce sont des capsules cléistocarpes.

M. Zigliara



Atlas Photo

▲ ***Coussin de Mousse du genre* Bryum, *formé par les tiges feuillées et dominé par les sporophytes à capsules pendantes.***

Les spores des Mousses, souvent très petites (8 à 20 μ), sphériques, à surface lisse ou plus ou moins verruqueuse, à paroi mince, sont unicellulaires, très rarement pluricellulaires. En présence d'humidité, elles germent en un ou plusieurs points, donnant un protonéma filamenteux.

Écologie

Parmi les facteurs climatiques qui règlent l'installation des Muscinées dans des lieux nouveaux ou leur persistance sur place, la pluie et l'humidité atmosphérique comptent certainement comme les plus importants. Dans les régions tropicales où l'air est saturé d'humidité, beaucoup de petites Hépatiques épiphylles (des Lejeunéacées surtout) ou épixyles, très fragiles, ne supportent pas la moindre période sèche. Par contre, dans les régions semi-arides, les Muscinées tolèrent plusieurs mois de sécheresse. Cette résistance à la dessiccation devient très grande chez les espèces reviviscentes, qui, à la moindre pluie, reprennent leur développement.

La lumière est indispensable à toutes les Muscinées, particulièrement aux espèces héliophiles qui vivent dans les endroits découverts. Certaines espèces, cependant, préfèrent l'ombre des forêts ou s'installent dans des stations qui ne reçoivent jamais le soleil et même à l'entrée des grottes. Les températures très élevées ou très basses, les grands écarts thermiques entre les saisons n'éliminent pas toutes les espèces. Ainsi, des Bryophytes vivent à — 20° ou — 40° dans l'Arctique, d'autres à +40° ou + 50° dans les déserts d'Afrique du Nord. On cite des *Tortella* et des *Thuidium* qui, en basse Engadine, passent de — 40° en hiver à + 48° en été. Des expériences de résistance au froid ont prouvé une possibilité de survie après sept jours de maintien à la température de l'azote liquide, soit — 190°.

L'altitude conditionne aussi l'existence des Muscinées. Certaines espèces se répandent depuis la plaine jusqu'à l'étage subalpin, mais d'autres se maintiennent seulement sur les rochers des hautes montagnes.

Page ci-contre :
◀ **Tetraplodon mnioides.**
Gamétophytes (tiges feuillées) terminés par les sporophytes, longs pédicelles portant des capsules cylindriques. Au sommet de l'urne, dents du péristome renversées à l'état sec.



K. Ross - Jacana



M. Desjardins - Top Réalités

▲ **Funaria hygrometrica.** *Mousse fréquente sur les places à charbon dans les forêts. Pédicelles courbés au sommet, portant les capsules piriformes fermées par un opercule convexe et partiellement couverts par une coiffe.*

▶ *Coussinets de Mousses portant une multitude de capsules (Écosse. Loch Alich).*

▼ **Polytrichum,** *capsule anguleuse, munie à sa base d'une apophyse et couverte au sommet d'une coiffe formée de longs poils pendants.*



C. Nardin - Jacana

Les facteurs édaphiques, structure et nature du substrat, jouent un très grand rôle dans la vie des Bryophytes. Ces Végétaux s'installent sur la terre argileuse ou plus ou moins sableuse et humifère, d'autres sur le sable (psammophiles) ou dans les fentes de rochers (rupicoles), sur les écorces (corticoles) ou sur les feuilles (épiphylles). Des espèces vivent dans les eaux douces, comme les Fontinales qui s'enracinent par leur base et laissent onduler leurs tiges feuillées dans les eaux courantes. *Thamnium lemani* a été trouvé à 54 m de profondeur dans le lac Léman. *Riccia fluitans* et *Ricciocarpus natans* flottent librement à la surface des eaux tranquilles. Les Sphaignes préfèrent les tourbières. Les *Riella* tolèrent l'eau saumâtre. Aucune espèce ne vit dans la mer, cependant *Grimmia maritima,* fixé aux rochers, supporte les embruns et le contact momentané des vagues.

Les Muscinées peuvent être indifférentes au pH du substrat mais certaines sont nettement acidophiles ou basophiles, ou neutrophiles. Dans les eaux très riches en carbonate de calcium, le calcaire se dépose sur les tiges feuillées des *Eucladium verticillatum* et *Cratoneuron commutatum,* qui, peu à peu, deviennent complètement encroûtées : ainsi se forment les tufs calcaires. Sur les roches riches en métaux comme le cuivre vivent certaines espèces que l'on peut considérer comme des indicatrices de la présence de ce métal *(Mielichhoferia, Merceya).* On trouve aussi des Bryophytes supportant bien les substrats gypseux, comme *Dicranella cerviculata* et *Cephalozia bicuspidata.*

Distribution géographique

Distribution dans le temps. Les Bryophytes sont des Végétaux très anciens. Quelques restes fossiles ont été découverts dans le Dévonien. Certains groupes actuels (Marchantiales, Jungermanniales Anacrogynes) existaient déjà au Primaire et ne semblent pas avoir beaucoup évolué au cours des temps. Au Permien vivaient des Végétaux très remarquables dont le port rappelle celui des Mousses et dont le tissu ressemble à celui des Sphaignes actuelles (Protosphagnales). Du Lias, on connaît les *Naiadita,* Végétaux qui se classent parmi les Hépatiques et dont on peut trouver, de nos jours, des groupes voisins; ils ont probablement disparu très vite. Au cours du Tertiaire, à l'Oligocène et au Miocène, la plupart des espèces actuelles étaient déjà constituées.

On n'a jamais trouvé d'espèce que l'on puisse considérer comme l'ancêtre de tous les Bryophytes. On ne peut donc affirmer que les divers groupes connus de nos jours ont une origine commune. En outre, à part les Protosphagnales, il n'existe pas, parmi les fossiles, d'espèces pouvant faire la liaison entre les groupes actuels.

Distribution dans l'espace. La distribution des Bryophytes dépend de l'ancienneté des différents groupes qui leur appartiennent, de l'histoire des continents, de l'écologie passée et présente et des possibilités de variations génétiques de chacune d'elles.

Parmi les Bryophytes, nous distinguons des espèces cosmopolites *(Bryum argenteum, Marchantia polymorpha),* des holarctiques, des arctiques, des antarctiques, des pantropicales, des paléotropicales ou néotropicales, etc. Mais leur distribution est souvent beaucoup plus restreinte et on doit alors les qualifier d'atlantiques *(Marchesinia mackayi),* amphiatlantiques, méditerranéennes *(Riccia canescens),* etc. Les endémiques ne vivent que sur une étendue assez restreinte : on distinguera, par exemple, des espèces particulières à une vaste région (endémiques nord-africaines) ou à un pays ou à une île (genre *Rutenbergia,* endémique malgache), ou même à une seule localité.

Utilité

De tous temps, les Bryophytes ont été utilisées par l'homme. On trouve des preuves de leur emploi dès la préhistoire. On a découvert, en Angleterre, une lame mésolithique dont la gaine de préhension était formée d'*Hylocomium brevirostre.* On cite un bateau trouvé dans le Lincolnshire dont le calfatage comprenait vingt-



R. Ruffier - Lanche - Jacana

▲ ***Touffes de Mousses couvrant partiellement une souche d'arolle.***

trois espèces de Mousses. Les Sphaignes et les Mousses servaient à remplir les fentes de constructions en bois. A l'âge du fer et du bronze, des touffes de *Neckera complanata* bouchaient les trous des pirogues ; des liens étaient faits de *Polytrichum commune*. Les Mousses servaient encore au calfatage des bateaux il y a quelques siècles. Les Lapons faisaient des sortes de « lits de Mousses » avec des *Polytrichum*, et, dans certains pays, plusieurs espèces entraient dans la composition des matelas. Les formes de grande taille *(Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Pseudoscleropodium purum)* ont, pendant longtemps, servi pour les emballages, car elles sont souples et élastiques. Les fleuristes les utilisent pour couvrir la terre des pots de fleurs.

Les Sphaignes participent à la formation de la tourbe. On connaît bien l'emploi de la tourbe comme combustible, en horticulture et comme isolant thermique et acoustique. La structure des tiges et des feuilles en fait un absorbant remarquable, c'est pourquoi on a pu, à diverses reprises, notamment pendant la Première Guerre mondiale, employer les Sphaignes dans les pansements comme substituts du coton. Leurs propriétés antibiotiques ne sont, d'ailleurs, pas négligeables.

Si, au point de vue économique, les Muscinées ont un intérêt très faible, elles jouent un grand rôle dans la nature. Elles aident à la formation d'humus sur le sol des forêts, dans les creux et les fentes des rochers, et comptent parmi les premiers colonisateurs des terrains dénudés. Dans les régions semi-désertiques, elles protègent le sol contre le vent car les thalles et les courtes tiges feuillées constituent, par leur abondance, une croûte superficielle fortement fixée au sol par les rhizoïdes. Cette croûte sert d'abri aux petites graines des Végétaux supérieurs, surtout aux semences de Graminées qui peuvent germer sans être soufflées par le vent.

Beaucoup d'Animaux, surtout dans les régions arctiques, consomment des *Dicranum*, des *Polytrichum*, des *Bryum*. Rappelons que le mammouth trouvé dans la glace et transmis au Muséum national d'histoire naturelle de Paris avait conservé dans son estomac des débris de Muscinées qui ont pu être identifiés *(Polytrichum sexangulare, Hypnum revolvens* et *Hypnum stellatum)*.

Le rôle le plus important des Bryophytes est d'ordre biologique. Par leur facilité et leur rapidité de croissance, par leur originalité morphologique et physiologique, elles constituent pour les chercheurs un matériel d'expérimentation très précieux. C'est chez un *Sphaerocarpus* qu'Allen découvrit les chromosomes sexuels. Entre 1923 et 1940, Fr. von Wettstein réalisa les premiers croisements intergénériques chez les Mousses, obtint des polyploïdes par aposporie. Les frères Marchal réalisèrent des polyploïdes de Bryophytes expérimentalement. A notre époque, les Muscinées continuent à être utilisées comme matériel de recherche par de nombreux spécialistes.

BIBLIOGRAPHIE

AMANN J., *Flore des Mousses de la Suisse,* Genève, 1912-1918. - AUGIER J., *Flore des Bryophytes,* Encyclopédie biologique, LXIV, Lechevalier, Paris, 1966. - BOULAY Abbé, *Muscinées de la France,* Paris, 1884. - BOWER F. O., *Primitive Land Plants also Known as the Archegoniatae,* London, 1935. - BRUCH Ph., SCHIMPER W., GUMBEL Th., *Bryologia Europaea,* Stuttgart, 1837-1866. - DISMIER G., *Flore des Sphaignes de France,* Archives de botanique, t. 1, Mém. nº 1, 1927. - DIXON H. N., *The Student's Handbook of British Mosses,* London, 1924. - DOUIN M., *Nouvelle Flore des Mousses et des Hépatiques,* Paris, 1892. - HERZOG Th., *Geographie der Moose,* Iena, 1926. - HUSNOT T., *Muscologia gallica,* Cahan (Orne) et Paris, 1922. - HUSNOT T., *Hepaticologia gallica,* Cahan (Orne), 1922. - JOVET-AST S., *Muscinées. Cryptogamia,* SEDES, Paris, 1952. - MACVICAR S. M., *The Student's Handbook of British Hepatics,* London, 1926. - MÜLLER K., *Die Lebermoose europas,* 1951-1958. - PARIHAR N. S., *Bryophyta,* Allahabad, 4ᵉ éd., 1961. - SMITH L., *Cryptogamic Botany,* II, New York, 1938. - VERDOORN Fr., *Manual of Bryology,* The Hague, 1932.



C. de Klemm - Jacana

LES PTÉRIDOPHYTES

▲ ***Certaines forêts tropicales abritent de nombreuses Fougères arborescentes dont le tronc peut atteindre 10 à 15 m.***

Les systèmes de classification du règne végétal sont extrêmement variés et, dans ces différents systèmes, la place des Ptéridophytes est, elle-même, différente.

Nous adopterons tout au long de ce chapitre une des plus récentes conceptions, celle de Pichi-Sermolli, le ptéridologue bien connu.

L'ensemble des Ptéridophytes ou Cryptogames vasculaires est une « division » au sens taxonomique du terme ; les unités systématiques étant, par ordre croissant de grandeur, l'espèce, le genre, la famille, l'ordre, la division. Voici, d'après Pichi-Sermolli, la classification générale des Cormophytes ou Cormobiontes, Végétaux opposés aux Thallophytes ou plantes à thalle.

Les Cormobiontes sont donc des plantes qui possèdent un « cormus » ou axe feuillé, permettant la vie aérienne ou subaérienne (rarement aquatique). Elles englobent les Bryophytes (qui ne possèdent pas de véritables racines), les Ptéridophytes, et les Spermatophytes, qui sont les trois unités fondamentales. Les Bryophytes n'ont pas de vaisseaux conducteurs de la sève ou système vasculaire, par opposition aux Cryptogames vasculaires et aux Phanérogames (Gymnospermes et Angiospermes). Les Ptéridophytes sont donc les Cryptogames les plus différenciés. Elles possèdent en commun avec les Bryophytes un cycle de développement caractérisé par l'alternance de générations et la présence d'organes femelles appelés archégones, ensemble de cellules accompagnant l'oosphère ou gamète femelle ; c'est pourquoi Bryophytes et Ptéridophytes étaient réunies autrefois pour former les Archégoniates.

Le fait de posséder un véritable système vasculaire rapproche, d'autre part, les Ptéridophytes et les Spermatophytes en un groupe, les Stélophytontes, appellation qui peut donc être appliquée à toutes les plantes vasculaires, par opposition aux Bryophytontes non vascularisées.

La difficulté de situer les Ptéridophytes n'est du reste pas actuellement totalement surmontée, surtout en ce qui concerne les genres éteints. Les rapports phylogénétiques restent encore, dans de nombreux cas, assez hypothétiques.

La présence d'un appareil vasculaire a marqué un échelon décisif dans l'évolution du règne végétal ; il est probable que les Phanérogames descendent d'ancêtres Ptéridophytes qui, dans des temps très reculés, furent représentés par des formes très variées, dont un grand nombre étaient arborescentes, dominant des paysages végétaux très différents.

Caractères généraux

Le cycle de développement des Fougères, nous venons de le dire, est caractérisé par l'alternance de générations, c'est-à-dire par deux phases successives :

1° Une phase sexuée pendant laquelle sont produits les organes reproducteurs ou gamètes sur le *gamétophyte* ou prothalle. C'est une phase pendant laquelle le noyau contient un nombre réduit de chromosomes *(n)*. Elle s'achève à la fécondation qui redonne des cellules à nombre double de chromosomes (2 *n*).

2° Une phase qui commence à la fécondation et finit à la réduction chromatique au moment de la production des spores. C'est la phase sporophytique, les spores naissant sur la plante feuillée ou *sporophyte*.

Chez les Ptéridophytes, les deux tronçons vivent une vie indépendante, le gamétophyte, petite lame verte, d'aspect thalloïde, très réduit dans sa taille et sa durée, passant souvent inaperçu à un œil non informé, le sporophyte, au contraire, plante feuillée atteignant parfois de grandes dimensions, différenciée en tige, racine, et feuille, étant ce que l'on considère généralement comme une Fougère. Nous étudierons successivement le sporophyte et le gamétophyte.

Le sporophyte

La plante feuillée adulte porte sur ses feuilles fertiles des spores situées généralement à la face inférieure des feuilles ou frondes.

Les frondes fertiles peuvent être identiques ou différentes des frondes stériles, parfois les spores sont portées par des rameaux différenciés qui rappellent les inflorescences des Spermatophytes. Les spores sont contenues dans des sporanges groupés en sores.



P. Starosta

Les sores sont nus ou recouverts par une indusie, petite lame très mince, parfois caduque. Ils sont situés généralement à la face inférieure des frondes, terminaux ou dorsaux sur une nervure; ils peuvent être arrondis ou réniformes, ou linéaires, parfois fusionnés ou même recouvrant toute la face inférieure du limbe à maturité.

Les sporanges ont généralement une forme de massue, avec un pédicelle et une partie renflée contenant les spores.

Les spores proviennent des cellules du tissu sporogène contenu dans le sporange.

C'est à partir de ce tissu que sont engendrées les cellules mères des spores, qui produisent chacune une tétrade de quatre spores, ayant chacune un nombre réduit de chromosomes. Entre la paroi du sporange et le tissu sporogène se trouve un tissu nourricier, le tapis. Les spores sont enveloppées d'une double membrane, l'une, externe, l'exine, l'autre, interne, ou intine; de plus, chez les Fougères, il existe parfois une membrane entière ou fractionnée située à l'extérieur de l'exine et que l'on appelle la périne. Les membranes des spores présentent le plus fréquemment les reliefs ou sculptures caractéristiques qu'étudient les palynologues, et qui peuvent servir à la détermination des Fougères vivantes ou même fossiles.

Arrivées à maturation, les spores sortent par déhiscence du sporange qui les contient, elles tombent sur le sol et, si elles trouvent un milieu favorable, humide, elles germent et engendrent le prothalle.

Le gamétophyte

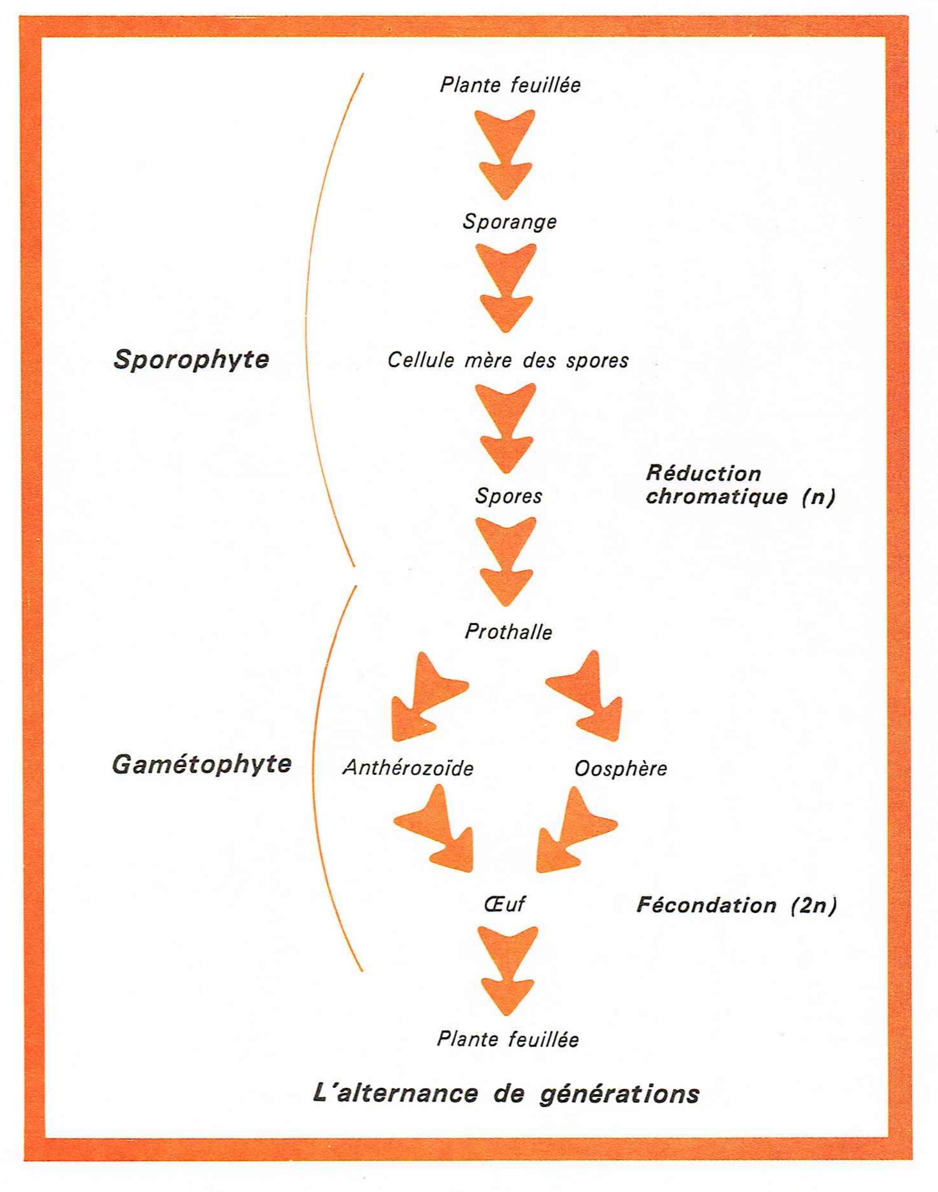
Le prothalle est un gamétophyte à nombre de chromosomes réduit ou haploïde, comme la spore qui l'a engendré. Ses dimensions sont faibles, au maximum quelques centimètres, en général quelques millimètres. Il mène généralement une vie indépendante; chez les Hydroptéridées, il est réduit à une seule cellule qui germe à l'intérieur de la spore. Il a l'aspect d'une Hépatique et reste fixé au sol au moyen de rhizoïdes. Chez les Lycopodiales et les Ophioglossales, il a une forme de cylindre. D'autres fois, il est réduit à des filaments. Il peut être vert par suite de la présence de chlorophylle qui exerce sa fonction photosynthétique, il est alors autotrophe. Il peut être aussi dépourvu de chlorophylle, souterrain, et vivant alors en symbiose avec un Champignon.

Il se forme rapidement sur le prothalle des organes reproducteurs, soit mâles (anthéridies), soit femelles (archégones). Les anthéridies qui sont enfoncées dans le prothalle ou seulement légèrement en saillie contiennent de nombreux anthérozoïdes ciliés; les archégones ont une forme de bouteille avec un ventre situé dans le prothalle et un col; ils contiennent le gamète femelle ou oosphère.

Outre ces prothalles qui possèdent à la fois des organes mâles et femelles (monoïques), il est des cas où les prothalles sont dioïques, c'est-à-dire qu'ils présentent seulement des anthéridies ou des archégones. Ils proviennent alors de deux types de spores : les mégaspores, qui se trouvent dans de gros sporanges ou mégasporanges, et les microspores, qui se trouvent dans des microsporanges. Les mégaspores donnent des prothalles femelles, et les microspores des prothalles mâles. Le groupe des Ptéridophytes ayant des spores toutes égales est qualifié d'homosporé, les autres étant hétérosporés.

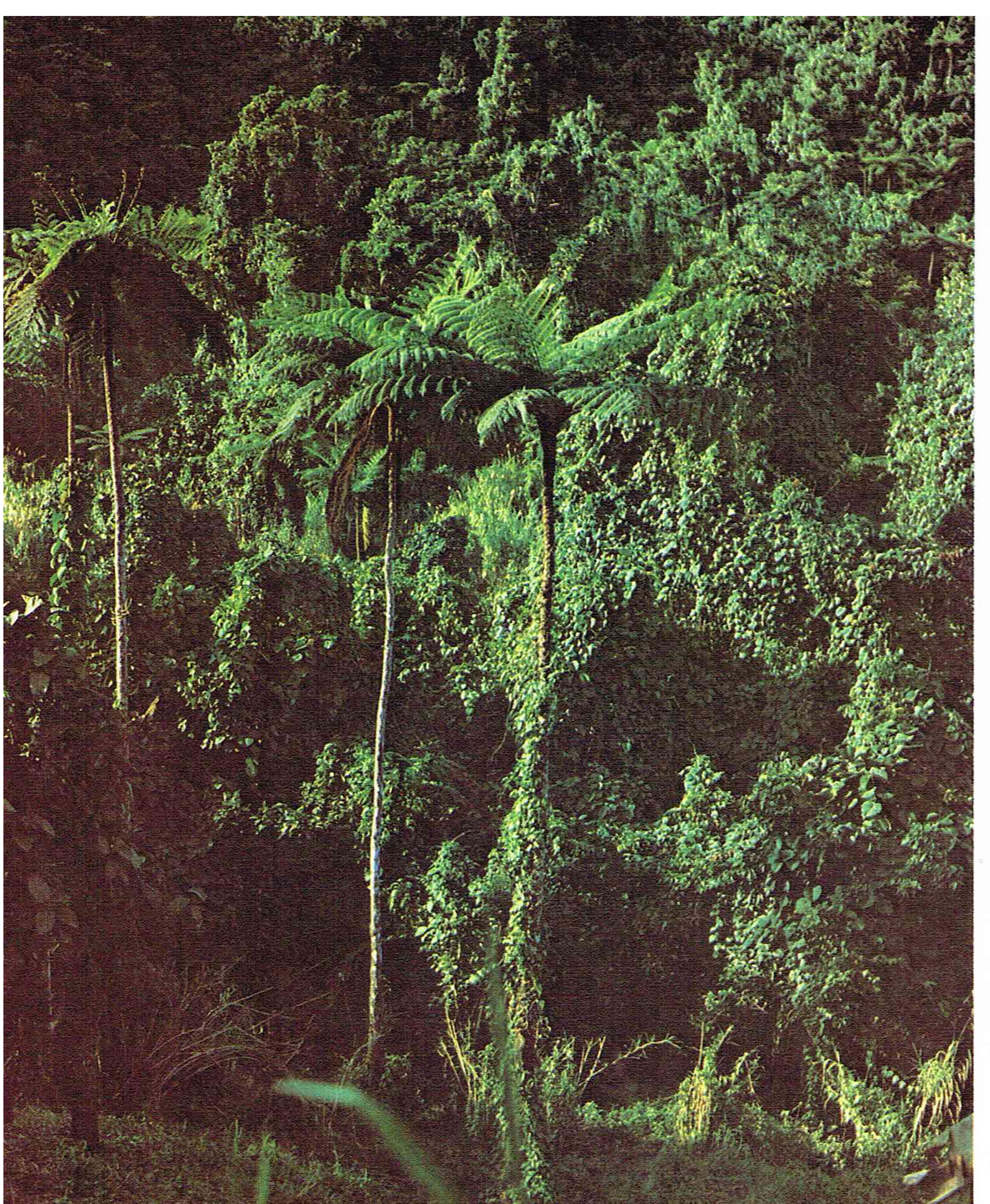
Le prothalle meurt lorsque se développe la plante feuillée, Fougère, prêle, sélaginelle ou lycopode. Le prothalle est rarement pérennant, il s'agit dans ce cas d'un prothalle souterrain, saprophyte vivant en symbiose.

Un certain nombre de Fougères se multiplient par propagation végétative : soit simplement par croissance continue et division du rhizome, comme chez la fougère-aigle, soit par bourgeonnement comme chez certains *Asplenium, Dryopteris*. Les bourgeons naissent le plus souvent sur les feuilles, sont caducs et s'enracinent dans le sol en donnant une nouvelle plante. Il s'agit donc d'une reproduction de la phase sporophytique asexuée, mais qui sera suivie plus ou moins tard par une nouvelle phase sexuée. Tous les Cryptogames vasculaires sont vivaces, sauf de rares exceptions.



▲ ***Alternance de générations chez les Ptéridophytes.***

◀ ***Fragment de fronde d'Asplenium trichomanes, face inférieure montrant les sores.***



Archives P 2

▲ *Cyathéacée, îles Fidji.*

Historique des travaux de ptéridologie

Il faut attendre le XVIe siècle et Césalpin pour trouver une classification du règne végétal fondée sur les caractères des organes reproducteurs.

Les Fougères, *Equisetum* et *Lycopodium* étaient groupés comme plantes « sans graines ». Au XVIIe siècle, Tournefort plaçait les *Equisetum* avec les plantes à fleurs, et les *Lycopodium* avec les Mousses. Linné, par contre, donne une vue d'ensemble des genres de Ptéridophytes (classe XXIV des « Cryptogames ») et reconnaît dix-sept genres et deux cent treize espèces, d'après l'arrangement des sporanges et les caractères des sores.

Après les travaux de Tournefort, Linné, de Candolle, sur l'ensemble du règne végétal, il faut attendre le début du XIXe siècle pour avoir une étude détaillée des Fougères. O. Swartz (*Synopsis Filicum,* 1806), C. B. Presl (*Tentamen pteridographiae,* 1836), puis les auteurs qui adoptèrent le système linnéen, comme C. L. Willdenow (*Caroli Linnaei species plantarum,* 4e éd., 1810) et C. Sprengel (*Caroli Linnaei systema vegetabilium,* 16e éd., 1827), firent sensiblement progresser les recherches sur les Ptéridophytes.

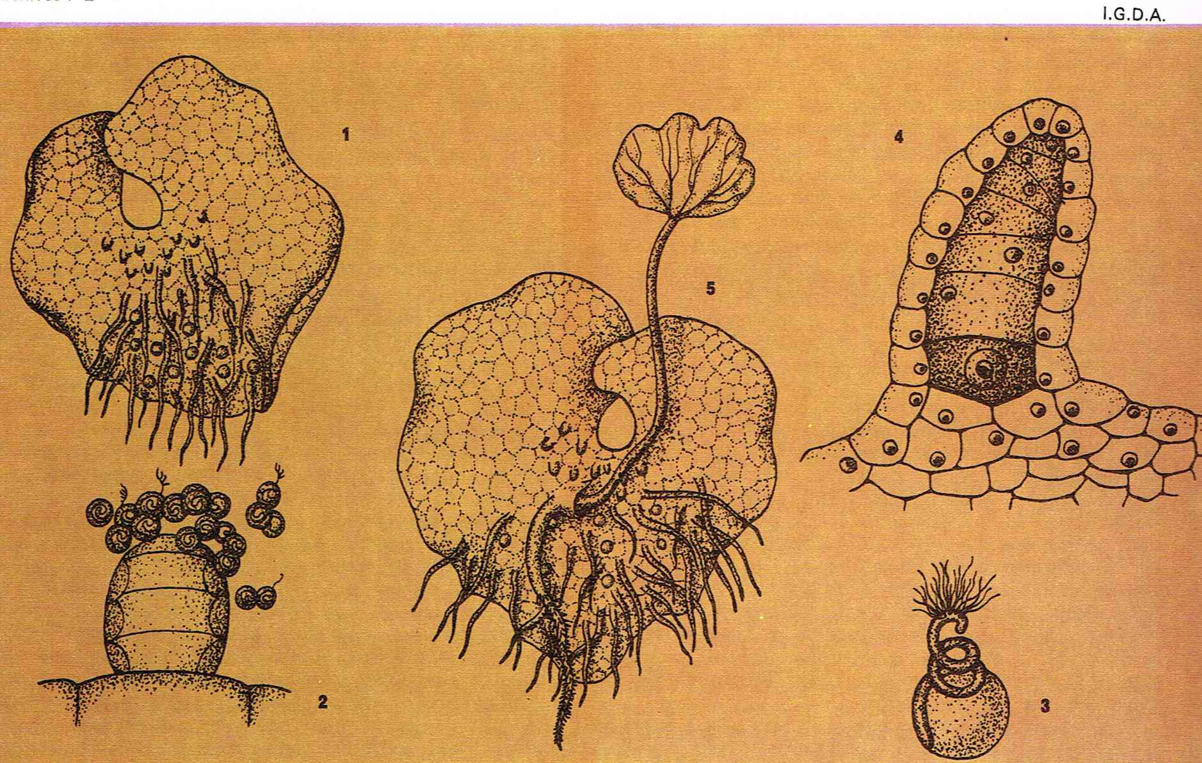
L'œuvre de S. Endlicher, *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita* (1836-1841), où les Ptéridophytes sont divisées en Equiseta, Filices, Hydropterides et Sélagines (ces dernières comprenant aussi les lycopodes), est également importante.

Un peu plus tard, nous trouvons divers ouvrages comme ceux d'A. L. A. Fée (*Genera Filicum,* 1852), J. Smith (*Historia Filicum,* 1875), les divers livres de W. J. Hooker couronnés par son *Synopsis Filicum* (1874, publication par les soins de J. G. Baker, après la mort de Hooker, survenue en 1865). Dans ce dernier ouvrage, deux mille deux cents espèces sont décrites, réunies en soixante-quinze grands genres. Quant à J. Sachs, dans son *Lehrbuch der Botanik* (1868), suivant de près Endlicher, il situe dans le quatrième type de son schéma, parmi les Cryptogames vasculaires, les Fougères, les Prêles, les Ophioglossées (en tant qu'isosporées), puis les Rhizocarpées et les Lycopodiacées (en tant qu'hétérosporées).

P. Van Tieghem, dans son *Traité de botanique* (1881-1884), distinguait les Filicinées, Équisétinées et Lycopodinées, et, dans ces deux dernières, les Isosporées et les Hétérosporées.

On arrive au grand ouvrage d'A. Engler et K. Prantl (*Die natürlichen Pflanzenfamilien,* t. I, Abteilung 4, 1898-1900).

I.G.D.A.



▶ *Schémas des organes de reproduction d'une Fougère : 1 : gamétophyte ou prothalle ; 2 : anthéridies mûres, montrant les spermatozoïdes ; 3 : un spermatozoïde ; 4 : archégone mûr, montrant l'ovule ; 5 : prothalle fécondé avec le jeune sporophyte.*

où, suivant le système proposé par Engler en 1892, les Ptéridophytes étaient classées parmi les *Embryophyta asiphonogama,* avec les quatre classes des *Filicales, Sphénophyllales, Équisétales* et *Lycopodiales,* et, en annexe, les *Cycadofilices.*

Peu après, C. Christensen commençait la publication de son *Index Filicum,* 1905-1906, suivi de plusieurs *Suppléments,* le dernier étant de 1934. Puis parut le *Manual of Pteridology* de F. Verdoorn (1938), où l'on commençait à utiliser les résultats des études caryologiques, dont les plus importantes sont dues à L. Manton (*Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta,* 1950). Nous ne manquerons pas de citer le livre d'E. B. Copeland, *Genera Filicum* (1947), où sont pris en considération tous les genres des Filicopsidées actuelles, et encore la douzième édition de Engler's, *Syllabus der Pflanzenfamilien* de H. Melchior et E. Werdemann (1954), les Ptéridophytes y ayant été étudiées par H. Reimers.

Une des classifications récentes des Ptéridophytes est celle de R. E. G. Pichi-Sermolli, *The Higher Taxa of the Pteridophyta and their Classification* (1958), et *Pteridophyta* (1959).

En 1965, parut le *Supplementum quartum* de l'*Index Filicum,* résultat des efforts groupés des plus éminents ptéridologues.

Systématique et phylogenèse

Si nous groupons dans une même classification les Ptéridophytes vivantes et fossiles, nous avons six classes principales : Lycopsides, Sphénopsides, Noeggérathiopsides, Psilotopsides, Psilophytopsides, Filicopsides.

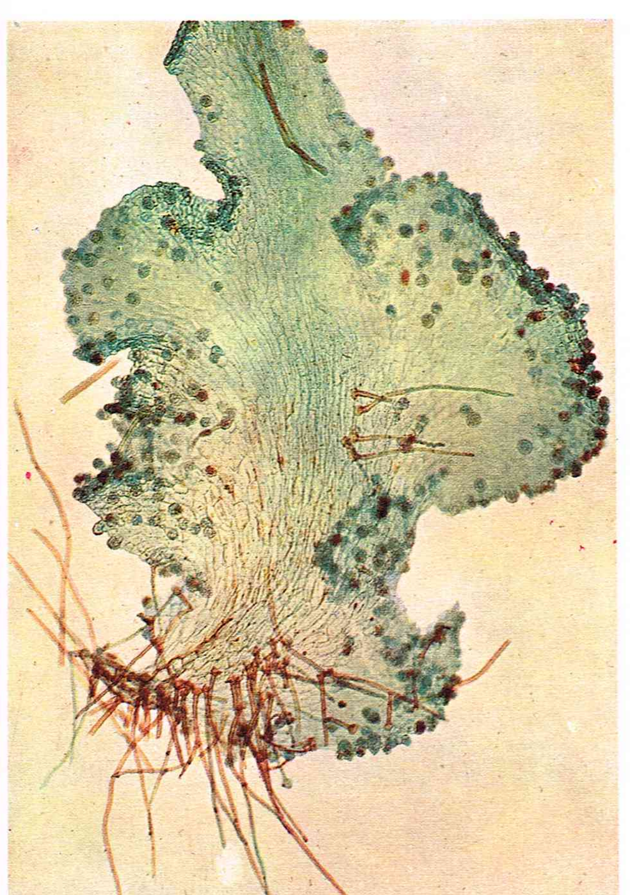
Avant de passer à l'exposé systématique nous essayerons de donner quelques brèves notions sur la phylogenèse des Ptéridophytes, bien que de nombreux points soient encore controversés et obscurs.

Les espèces à petites feuilles *(microphylles),* c'est-à-dire du type des Lycopsides *(lycofeuilles),* celles qui ont des feuilles bien développées *(macrophylles),* comme les Fougères en général *(filicofeuilles)* et les autres du type Sphénopsides, ne semblent pas du tout dériver les unes des autres; elles auraient au contraire suivi trois voies évolutives indépendantes. Les caractéristiques des trois types que nous venons de distinguer semblent cependant se fondre, chez les Psilophytopsides qui seraient probablement les plus anciennes et les premières des Ptéridophytes, en même temps que les premières plantes vasculaires apparues sur Terre. Nous avons dit « seraient » parce que, dans les recherches phylogénétiques — complexes — on en est encore au stade des hypothèses. En effet, il n'est pas à exclure que les Psilophytopsides, au lieu d'être le point de rencontre des trois séries dont nous avons parlé plus particulièrement en ce qui concerne les caractéristiques foliaires, représentent au contraire une lignée en soi, ce qui conduirait à admettre l'évolution séparée des quatre divisions suivantes : Lycopsides, Filicopsides, Sphénopsides et Psilophytopsides. Quoi qu'il en soit, on trouve à partir du Silurien des Psilophytopsides, qui vécurent pendant plusieurs dizaines de millions d'années, mais qui disparurent en grande majorité avant le Carbonifère. Au Silurien, mais encore plus au Dévonien, ce furent des Lycopsides qui apparurent, et les *Lepidodendron* — appartenant à cette classe — eurent une immense diffusion au Carbonifère. A peu près pendant tout le Paléozoïque, les Fougères arborescentes dominèrent à leur tour. Puis ce furent les Sphénopsides, et, au Carbonifère, d'immenses prêles en même temps que des *Lepidodendron.* Enfin, au Mésozoïque, disparurent beaucoup de types paléozoïques tandis que les Fougères



Lauros - Giraudon

▲ ***Vision très fantaisiste de « Fougère à fleurs jaunes ». Au XIXe siècle, ce genre d'images était montré au public par les colporteurs.***



◀ ***Prothalle à un fort grossissement avec anthéridies et archégones.***


D. Pichon - Atlas Photo

▲ *Fronde stérile de* **Pteridium aquilinum,** *fougère-aigle, espèce cosmopolite formant des races géographiques, plus ou moins bien définies.*

proprement dites firent leur apparition; plantes qui sont maintenant représentées par un grand nombre d'espèces actuelles.

Mais ce schéma n'est qu'ébauché, et il reste bien des choses à tirer au clair. Il faut d'autres preuves pour confirmer les affinités devinées. De nombreux problèmes relatifs à l'évolution des groupes inférieurs demeurent obscurs. C'est ce qui explique que l'on attribue certaines familles soit à un ordre, soit à un autre, les positions adoptées variant suivant les systématiciens.

Enfin, il convient d'observer qu'en ce qui concerne l'hypothèse de l'origine possible des Ptéridophytes à partir des Bryophytes (hypothèse qui semblerait légitime à certains points de vue), il existe des objections très graves, dont la première se fonde sur le fait qu'il ne semble pas avoir existé de Bryophytes avant l'apparition des premières Ptéridophytes. Les plus anciens restes fossiles pouvant être considérés comme des Bryophytes, en effet, ne sont pas contemporains, mais postérieurs, à l'apparition des Ptéridophytes.

LYCOPSIDES

On a récemment découvert en Sibérie des restes fossiles de Lycopodiales remontant, tout au moins à première vue, au Cambrien moyen. Si ce fait se trouve confirmé, leur origine serait certainement antérieure au Silurien, la diffusion des Lycopsides ayant été particulièrement importante au Dévonien et au Carbonifère. Il s'agit de plantes qui présentent déjà des racines ou des pseudo-racines (pas encore nettement différenciées), alors que les tiges, qui n'ont pas de nœuds ni d'entre-nœuds distincts et qui ne s'accroissent pas en épaisseur, se ramifient dichotomiquement. Les feuilles sont nombreuses, soit disposées en spirale sur les tiges, soit opposées ou verticillées; elles sont fréquemment petites (surtout chez les espèces vivantes), en forme d'alène, avec une ou deux nervures, mais en général avec une seule nervure non ramifiée. Les sporophylles (qui ne diffèrent pas des feuilles stériles) sont souvent groupées en épis terminaux. Normalement, elles sont précédées d'une portion de tige plus pauvre en feuilles, mais ce caractère n'est pas toujours bien net. Les sporanges sont axillaires et sessiles, plus rarement pédicellés ou épiphylles. Ils sont parfois homosporés ou isosporés, et d'autres fois hétérosporés. La tendance du sporange à être enveloppé par la sporophylle, qui existe aussi dans certains groupes fossiles, fait penser à une ébauche d'ovule. Les prothalles sont généralement macroscopiques, et les anthérozoïdes sont pourvus de deux cils et même davantage.

Les Lycopsides, qui eurent une grande diffusion dans les temps géologiques, ne comptent plus maintenant que quelques genres, avec seulement des espèces herbacées. Cette classe est divisée en quatre sous-classes, huit ordres, et dix-neuf familles.

● *Protolépidodendridées*

Ce sont les Lycopsides les plus simples et considérées comme les plus anciennes, tant qu'il ne sera pas prouvé que d'autres remontent à des époques antérieures au Dévonien, période pendant laquelle elles sont nées et se sont éteintes.

Il s'agissait de plantes de taille moyenne, environ 20 à 30 cm, à tige d'abord rampante, puis dressée. Leur aspect ne différait guère de celui de certaines Mousses ou des Lyocopodes actuels. Les feuilles, sans ligule, distantes, étaient en aiguille, à sommet bifurqué, et recouvraient densément la partie prostrée et la partie dressée des tiges. Une fraction des ramifications de ces tiges portait les sporophylles, avec un sporange situé non pas à l'aisselle, mais sur la face supérieure de la feuille. Les spores étaient toutes égales (homospores). La sous-classe comprend deux ordres : les Drépanophycales et les Protolépidodendrales.

Drépanophycales

Cet ordre est constitué par la seule famille des *Drépanophycacées.* Nous citerons deux genres, les *Drepanophycus* et les *Baragwanathia,* avec quelques espèces connues jusqu'à présent. Les représentants du premier genre (ex. : *D. spinaeformis*) remontent au Dévonien inférieur et moyen, de l'hémisphère boréal et d'Australie; ceux du second genre (ex. : *B. longifolia*) sont encore plus anciens, leurs restes datant du Silurien supérieur d'Australie. Ils étaient isosporés, à axe dressé, divisé dichotomiquement, à feuilles non ligulées, disposées en spirale ou irrégulièrement, et à sporophylles non différenciées des autres feuilles; les sporanges étaient épiphylles, parfois insérés sur l'axe. C'étaient probablement des lycopodes herbacés géants.

Protolépidodendrales

Les familles de cet ordre sont au nombre de sept : Éleuthérophyllacées, Protolépidodendracées, Colpodexylacées, Sublépidodendracées, Leptophlœacées, Archæosigillariacées, Lépidosigillariacées. Il en existe peu d'espèces et de genres.

La famille des *Éleuthérophyllacées* comprend le seul genre des *Eleutherophyllum,* avec très peu d'espèces. *E. mirabile* était, semble-t-il, une plante herbacée à axes minces, à feuilles sans ligule, étroites et espacées, dichotomes ou simples; on a trouvé des restes de fossiles dans le Dévonien supérieur et le Carbonifère inférieur.

Dans la famille des *Protolépidodendracées,* nous citerons le genre *Protolepidodendron,* avec *P. sharianum,* du Dévonien moyen.

Chez les *Colpodexylacées,* l'unique genre connu jusqu'à présent, *Colpodexylon,* semble remonter au Dévonien.

Les *Sublépidodendracées* comprennent aussi un seul genre, *Sublepidodendron,* du Dévonien supérieur au Carbonifère.

Chez les *Leptophlœacées,* les rares espèces de cette famille remontent à l'époque où vivaient aussi les représentants de la famille précédente; les unes et les autres rappellent beaucoup l'aspect des Lépidodendracées.

Quant aux *Archæosigillariacées,* leur nom dérive de leur ressemblance frappante avec les sigillaires. C'étaient des plantes de petite taille, mais ligneuses, arborescentes, à tronc peu ramifié, avec des feuilles ligulées, en spires

S. Prato

◀ ▼ ***Les sous-bois des forêts humides subtropicales renferment de nombreuses espèces de Fougères épiphytes.***

serrées ; ces feuilles, après leur chute, laissaient sur l'écorce des cicatrices qui rappelaient beaucoup celles des sigillaires et des *Lepidodendron*. La famille comprend le seul genre des *Archaeosigillaria*, avec *A. primeva*, trouvé dans le Dévonien supérieur de l'Amérique du Nord, qui semble avoir mesuré 5 m de hauteur et avoir eu une tige renflée à la base, ainsi que de petites feuilles, peut-être persistantes.

Les *Lépidosigillariacées* comptaient peu de représentants, qui — comme leur nom l'indique — ressemblaient aux *Lepidodendron* et aux sigillaires à la fois.

C'étaient des arbres à feuilles disposées en spirale, qui vécurent au Dévonien supérieur. L'unique genre de la famille actuellement connu est constitué par les *Lepidosigillaria*.

● *Lycopodiidées*

Nous considérons ici (selon la classification de Pichi-Sermolli) un seul ordre et une seule famille, l'ordre des Lycopodiales avec la famille des *Lycopodiacées*.

Une seule famille, en effet, est actuellement vivante : les Lycopodiacées. Elles sont homosporées, à gamétophyte libre, embryon endoscopique.

Le gamétophyte, ou prothalle, de la plupart des *Lycopodium* vit en symbiose avec les hyphes d'un Champignon, ce qui lui permet de subsister très longtemps, parfois pendant plusieurs années, fait rare chez les Ptéridophytes. Le prothalle est soit massif, dressé, lobé, foliacé, soit en cône, souterrain, trapu, saprophyte, se développant en surface. Il porte des anthéridies à anthérozoïdes biciliés et des archégones à long col. La fécondation ayant eu lieu, l'oosphère donne naissance à un embryon, porté par un *suspenseur*, lequel est constitué par une série de cellules. L'embryon ne s'accroît pas aux dépens d'une cellule apicale, mais par divisions successives d'un groupe de cellules, qui donnent à leur tour naissance au pied, du côté du suspenseur, et, du côté épibasal, à la première racine, l'axe et la première feuille. L'appareil végétatif, ou sporophyte, est caractérisé par sa dichotomie. La tige peut prendre deux aspects : elle peut se diviser à son sommet en deux branches divergentes (elle porte elle-même des racines dichotomes) [*L. selago*], ou elle peut être rampante, à branches dressées, et porter des racines adventives sur tout sa longueur *(L. clavatum)*. Les feuilles sont entières, étroites, généralement de petite taille, groupées en verticilles, plusieurs au même niveau, ou attachées en spirale ; elles n'ont pas de ligule. Sur les sporophylles les sporanges, relativement gros, généralement réniformes, s'ouvrent par une fente transversale. Le sporange peut être axillaire (sessile ou pédonculé) ou nettement épiphylle *(L. cernuum)*. Il y a souvent une multiplication végétative qui s'effectue par la chute de bulbilles ou propagules (par exemple, chez *Lycopodium selago*).

Les Lycopodiacées existantes sont surtout des espèces tropicales, souvent épiphytes ; elles comprennent seulement deux genres, les *Phylloglossum* et les *Lycopodium*. Le genre *Phylloglossum* consiste en l'unique espèce *P. drummondii* : c'est une petite plante annuelle, à petits tubercules à la base, qui, enfoncés dans le sol, permettent à la plantule de résister à la sécheresse. Il porte une rosette basale de six à neuf feuilles ; l'épi sporifère montre une vingtaine de sporanges sous-tendus par une bractée. L'espèce vit en Australie, en Tasmanie et en Nouvelle-Zélande.

Le genre *Lycopodium* est très riche en espèces : environ deux cents selon certains auteurs, et même trois cents ou plus selon d'autres. Les espèces européennes sont en tout une dizaine. Le genre a été démembré par certains en plusieurs genres : *Huperzia (L. selago)*, *Lepidotis* (avec *L. cernuum* et *L. inundatum*), *Diphasium* (avec *L. complanatum* et *L. alpinum*) et *Lycopodium sensu stricto (L. annotinum)*.

Parmi les Lycopodiacées les mieux connues, nous parlerons avant tout du *Lycopodium clavatum*, notre lycopode commun (soufre végétal ou patte-de-loup), cosmopolite, espèce des landes, bruyères et bois de montagnes fraîches ainsi que des pâturages élevés. Les feuilles stériles sont verticillées ou spiralées, alors qu'elles sont disposées en quatre rangées chez *Lycopodium complanatum*. Ces deux espèces ont des feuilles fertiles groupées en épis ou strobiles.



F. Quilici



Keraudren - Aymonin

▲ **Selaginella selaginelloides** *et* **Lycopodium alpinum,** ***des pelouses et rochers humides de montagnes.***

L. selago, commun dans nos régions, a des sporanges distribués tout le long de la tige, à l'aisselle de feuilles sporifères non différenciées. Les tiges sont divisées dichotomiquement.

Parmi les autres espèces françaises, citons les *L. annotinum, inundatum, alpinum, tristachyum* et *issleri.*

Ces espèces, ou tout au moins la plupart d'entre elles, peuvent être cultivées en même temps que certaines espèces exotiques, comme *L. dendroides* d'Amérique du Nord — d'aspect très gracieux, semblable à un petit sapin — *L. hookeri* des Indes orientales — à tige divisée dès la base, avec une masse de trois à cinq épis fructifères à l'aisselle de chaque division — et *L. uliginosum* d'Australie — à tiges courtes (environ 25 cm), avec de petites feuilles très rapprochées, vert brillant foncé.

Les spores de *L. clavatum,* d'une belle couleur jaune, fournissent ce qu'on nomme la « poudre de lycopode », utilisée autrefois pour l'enrobage de pilules ou comme poudre absorbante contre les irritations des peaux délicates, notamment chez les enfants. Elle était employée aussi pour les feux d'artifice et les éclairs artificiels au théâtre. On attribue des propriétés laxatives et diurétiques au *L. clavatum,* vomitives et drastiques au *L. selago,* etc. ; on utilisait la plante entière en médecine.

● *Sélaginellidées*

Un seul ordre (Sélaginellales), comprenant la seule famille des *Sélaginellacées* avec le genre *Selaginella,* avec huit cents espèces. Elles sont connues depuis le Carbonifère inférieur sous des formes identiques aux actuelles.

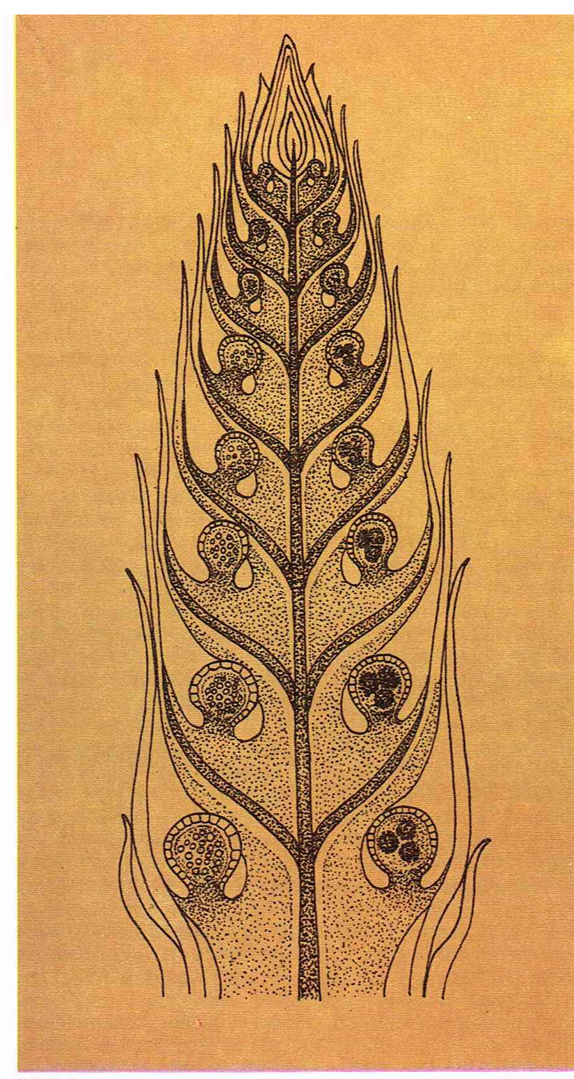
Sporophyte : les feuilles petites, I-nerviées, en alène, sont pourvues, à la base de leur face supérieure, d'une expansion membraneuse ou *ligule.* Les spores sont de deux sortes (il s'agit donc d'une sous-classe d'espèces hétérosporées) et donnent naissance à des prothalles dioïques, microscopiques, qui restent dans les spores elles-mêmes. Plantes herbacées, rampantes, souvent gazonnantes ou dressées, ou même grimpantes. Les sporanges sont groupés en épis : chaque sporophylle porte un sporange, et l'on trouve parfois, sur le même pied, des mégasporanges, avec des mégaspores, et des microsporanges, avec des microspores ; parfois les épis sont unisexués. Les mégasporanges sont généralement situés à la partie basale des épis dressés, et les microsporanges à la partie apicale ; quand les épis sont horizontaux, les microsporanges se trouvent dessus, et les mégasporanges dessous. Les sporanges s'ouvrent selon une ligne bien définie et laissent échapper, à maturité, les spores, qui s'ouvrent à leur tour selon leurs trois arêtes.

Gamétophyte : le prothalle, resté dans la mégaspore, présente trois touffes de rhizoïdes et quelques archégones. Les microspores engendrent aussi un prothalle inclus dans la spore : il y a une seule anthéridie, contenant des spermatozoïdes en forme de massue, légèrement incurvés, avec deux longs cils. La première division de l'oosphère donne la cellule initiale du suspenseur et la cellule mère de l'embryon. Ces plantes présentent parfois, dans les espèces dressées, un organe spécial ou rhizophore qui serait un axe arrêté dans son évolution vers l'état de racine.

Certains auteurs ont fractionné les *Selaginella* en trois genres : *Lycopodioides, Didiclis,* et *Selaginella sensu stricto.* Ce sont des plantes qui remontent à un lointain passé géologique, car on trouve leurs fossiles dès le Carbonifère avec des formes semblables à celles d'aujourd'hui, qui ont été réunies dans le genre *Selaginellites.* La grande majorité des sélaginelles actuelles vit sous les climats chauds et humides des tropiques, quelques espèces sous les climats tempérés et même froids. Certaines sont xérophiles et peuplent les roches et terrains sablonneux, secs.

Nous citerons parmi ces dernières *S. lepidophylla,* du Mexique, qui peut résister à la sécheresse pendant plusieurs mois, au cours desquels les rameaux s'incurvent et convergent jusqu'à former une sorte de balle, qui s'ouvre dès que l'atmosphère redevient humide ou que le coussinet est immergé.

Les sélaginelles exotiques sont très nombreuses et se prêtent bien à la culture. Parmi elles, *S. kraussiana,* qui vit à Madère, des îles Açores, de l'Afrique méridionale et de la région du Kilimandjaro. Il existe, de plus, une trentaine d'espèces qui, cultivées en serre chaude ou tempérée-froide, à l'ombre et dans une humidité constante, sont importantes du point de vue ornemental. Les plus communes parmi elles sont : *S. albonitens* des Indes occidentales, à tiges minces et rampantes ; *S. caulescens,* de Chine et du Japon, à tiges dressées et à feuilles inférieures très rapprochées, falciformes, ciliées ; *S. delicatissima,* des



I.G.D.A.

Andes, à tige fine, de couleur jaune clair, et feuilles inférieures arrondies, ciliées à la base ; *S. haematodes*, espèce également andine, à tiges rouges, prostrées ; enfin, le minuscule *S. apus*, très répandu, et *S. martensii*, du Mexique, l'une des espèces les plus cultivées.

● *Lépidodendridées*

Cette sous-classe n'a plus de représentants actuels. Ses espèces, parmi lesquelles figurent des arbres de taille élevée, eurent une grande importance et une vaste diffusion dans la végétation du Paléozoïque, depuis le Dévonien jusqu'au Carbonifère et au Permien. Leurs restes fossiles sont assez nombreux et ont permis une étude exhaustive des Lépidodendridées. Ces plantes ont contribué à l'aspect particulier des paysages végétaux pendant une période d'au moins cent millions d'années. Elles atteignirent 20 m et même jusqu'à 40 m de hauteur ; leur tronc avait des diamètres de plus de 1 à 2 m. D'importants gisements de houille sont formés de souches de *Stigmaria*.

Leurs feuilles, généralement étroites, longues parfois de 18 à 20 cm, dotées d'une nervure sur les côtés de laquelle se trouvaient les stomates, ne possédaient pas encore de parenchyme palissadique, mais seulement un faisceau vasculaire simple. Ces feuilles, en tombant, laissaient à la surface des tiges une cicatrice (coussinet foliaire) caractéristique. Un autre de leurs caractères est l'importance prise dans leur tige par l'activité d'un méristème secondaire (phellogène), pouvant former une large écorce de structure assez complexe. Le cylindre central, de petite taille, est pourvu ou non d'une moelle ; l'écorce pouvait atteindre, en coupe, jusqu'à 80 % ou même 90 % du diamètre. C'est pour cela que l'on a parfois nommé ces Végétaux des « arbres à écorce ». Les feuilles, disposées en spirales denses, étaient dotées d'une ligule insérée dans une crypte et qui survivait à la chute des feuilles elles-mêmes, continuant à pourvoir en eau les plantes. Ces feuilles présentaient une section triangulaire à la base et losangique vers le haut ; la cicatrice foliaire se compose d'un faisceau vasculaire, flanqué de deux cordons de tissu parenchymateux (le *parichnos*), qui était peut-être destiné à absorber l'air puis à l'envoyer dans les différentes parties de la plante. L'appareil souterrain puissant, étalé, dichotome, naissait à la base de la tige et portait des appendices pseudo-radiculaires étudiés sous le nom de *Stigmaria* ou *Stigmariopsis*.

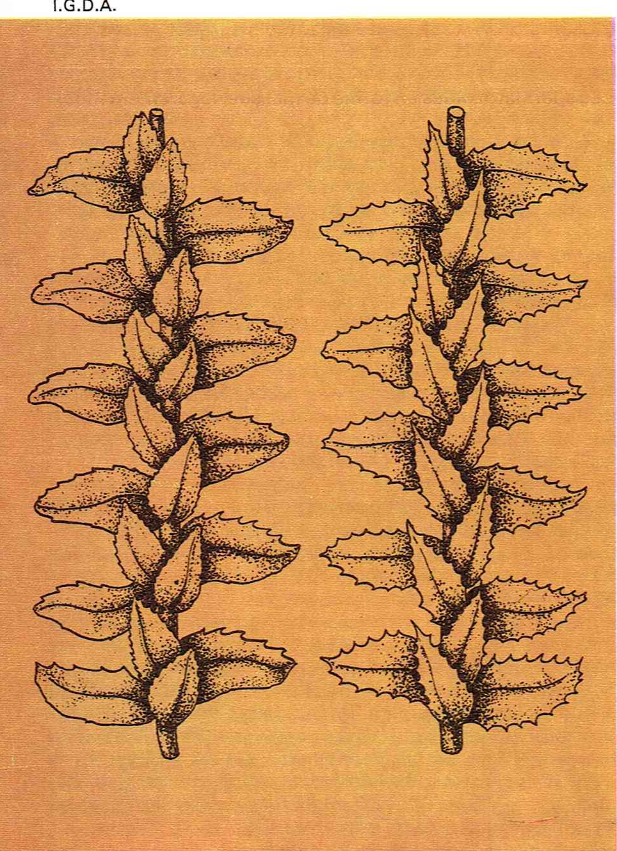
Les sporophylles formaient des épis ou cônes pendants, rappelant le cône des Conifères, unisexuées ou bisexuées, à l'extrémité des rameaux ou sur les côtés de la tige ; elles n'étaient guère différentes des autres feuilles, seulement

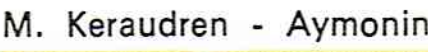
◀ ***Schéma de la section longitudinale d'une sporophylle de sélaginelle.***

◀ ***Aspect de la fronde stérile de* Selaginella helvetica *et* S. denticulata.**

▼ ***Une fronde stérile de sélaginelle de Madagascar.***

I.G.D.A.




M. Keraudren - Aymonin




Lauros - Atlas Photo

un peu plus larges et plus courtes, et portaient sur leur face supérieure un sporange avec des mégaspores et des microspores. Le développement des prothalles se faisait à l'intérieur des spores.

Dans la classification adoptée ici, la sous-classe des Lépidodendridées est divisée en quatre ordres : *Lépidodendrales, Lépidocarpales, Isoétales, Miadesmiales,* qui comprennent dans leur ensemble neuf familles.

Lépidodendrales

Les familles qui composent cet ordre sont au nombre de quatre : Lépidodendracées, Bothrodendracées, Cyclostigmatacées et Sigillariacées.

Les *Lépidodendracées* sont des lycopodes géants qui ont régné pendant tout le Carbonifère et jusqu'au Trias inférieur.

Ces arbres, formés d'un tronc et d'une couronne de branches à ramification dichotome, atteignaient 30 m ; leurs feuilles mesuraient plusieurs décimètres et laissaient des cicatrices caractéristiques, disposées en spirale sur les tiges, ce qui permet de déterminer aisément les genres et les espèces fossiles. On les a comparés à des écailles de Poissons, d'où dérive le nom donné à ces plantes (λεπίς, écaille, et δένδρον, arbre). Les sporophylles étaient groupées en épis ou cônes, habituellement fixés au bout des jeunes rameaux. Elles étaient hétérosporées, les cônes eux-mêmes étant hétérosporés.

Les Lépidodendracées étaient généralement des arbres des marécages anthracolitiques de l'hémisphère Nord.

Les principaux genres sont les *Lepidodendron, Lepidophloios,* et *Ulodendron.* La plupart des espèces connues actuellement appartenaient au genre *Lepidodendron,* qui en comptait plus de cent, parmi lesquelles *L. veltheimii* et *L. rhodeanum* du Carbonifère inférieur. *L. aculeatum* devait être largement répandu ; ses cicatrices étaient de forme losangique, étroites et allongées. *L. obovatum* avait des cicatrices plus courtes, alors que, chez *L. dichotomum,* les cicatrices étaient en forme de larges losanges. Des épis isolés de *Lepidodendron* ont été pris autrefois pour un genre spécial, *Lepidostrobus.*

On a placé dans le genre *Lepidophloios* des espèces à cicatrices foliaires étroitement serrées. Le genre *Ulodendron,* du Carbonifère supérieur, comprenait des Lépidodendracées de grande taille, à ramification plus dense et à feuilles plus courtes et moins rigides ; leurs troncs présentaient parfois des cicatrices plus grandes que les cicatrices foliaires, situées sur des rangées opposées, ce qui pourrait représenter l'emplacement de branches tombées (ex. : *U. minus* et *U. ophiurus*).

Chez les *Bothrodendracées,* les cicatrices foliaires sont plus petites et très espacées, les feuilles étaient caduques, le tronc et les branches principales présentaient de fines rayures dues aux cicatrices des cônes attachés sur le bois. Nous citerons comme exemple *Bothrodendron minutifolium,* du Carbonifère supérieur.

La famille des *Cyclostigmatacées* comprend le genre *Cyclostigma* du Dévonien islandais *(C. kiltorkense).*

Il s'agissait d'arbres d'au moins 10 m de hauteur, à feuilles larges d'une dizaine de centimètres, et très proches des *Lepidodendron.*

La famille des *Sigillariacées* comprenait les *Sigillaria* ou sigillaires, grands arbres mesurant parfois plus de 30 m de hauteur, avec de très gros troncs, d'un diamètre atteignant 1 à 2 m.

Chez les Sigillariacées, les cicatrices foliaires étaient disposées en files longitudinales et avaient une forme plus ou moins hexagonale. Les feuilles étaient allongées, pointues et de section hexagonale ; elles mesuraient parfois 1 m, mais, en général, elles n'étaient longues que de 50 à 60 cm, leur largeur ne dépassant pas 1 cm. Les tiges ne portaient pas de branches, étaient rarement bifurquées ou trifurquées et étaient ornées à leur sommet d'une couronne de feuilles. Les coussinets foliaires étaient généralement hexagonaux ou arrondis. L'appareil sporifère formé de cônes pendants, parfois de grande taille, en couronne autour de la tige, était supporté par des pédoncules couverts d'écailles. Les sporophylles étaient probablement unisexuées. La famille comprend le seul genre *Sigillaria,* avec une centaine d'espèces du Carbonifère au Permien. Parmi les espèces les plus connues, nous citerons les *S. elegans, S. elongata, S. reniformis, S. spinulosa,* etc.

Lépidocarpales

Cet ordre, connu aussi sous le nom de Lépidospermales, comprend des formes fossiles, que l'on a parfois mises dans les Lépidodendrales. Elles en diffèrent cependant, par leurs macrosporanges, se rapprochant des ovules des Spermatophytes et rappelant des graines proprement dites. C'est ce qui leur a fait donner le nom de Lépidospermales. Les cônes sont unisexués. Chaque mégasporange possède une seule mégaspore et est inclus à maturité dans une sorte d'enveloppe ou de tégument constitué par la sporophylle, enveloppe ouverte au sommet par une fente ou micropyle, réalisant presque un ovule. Les sporophylles portant la mégaspore (ou mégasporophylles) formaient des sortes de cônes, qui rappellent beaucoup ceux des Gymnospermes. On comprend aussi parfois dans cet ordre la famille des Miadesmiacées, que nous mettons à part. Une seule famille de Lépidocarpacées, avec deux genres, *Lepidocarpon (L. glabrum* et *L. lomaxi)* et *Illiniocarpon*. Ces Végétaux étaient des arbres du Carbonifère d'Angleterre et d'Amérique du Nord, avec des sporophylles semblables à ceux des *Lepidodendron.*

Isoétales

Les espèces appartenant à cet ordre vivent soit complètement, soit partiellement, immergées ou sur les sols très humides, marécageux, ou les mares temporaires. Les espèces terrestres se trouvent dans les pelouses sèches. L'axe est court, souterrain, vivace, bulbeux, 2-5 lobé, plus ou moins en plateau, pourvu de racines simples ou dichotomes. Les feuilles en rosette, étroites, entières, en forme d'alène, présentant en coupe trois angles plus ou moins nets, sont pourvues d'une ligule et ont une seule nervure, avec, sur les côtés, des *canaux à mucilage* et quatre *canaux aérifères* cloisonnés. Elles s'élargissent vers la base et y présentent, sur la face supérieure, une fossette allongée, la *fovea,* recouverte par le *velum* qui joue le rôle d'indusie. Certaines de ces feuilles sont des sporophylles mâles ou femelles qui portent à la partie basilaire de leur face supérieure, juste sous la ligule, dans la *fovea,* des sporanges de grandes dimensions. Les sporanges sont pourvus d'un tissu qui donne lieu à la formation de septums dans la cavité sporangiale elle-même, qui divisent celle-ci en plusieurs parties. Il existe des mégasporanges sur les feuilles externes, et des microsporanges sur les feuilles les plus internes. Les spores, qui sont libérées quand les parois des sporanges se décomposent, donnent naissance (qu'il s'agisse de mégaspores ou de microspores [les Isoétacées sont toutes hétérosporées]) à un prothalle microscopique; celui-ci, mâle ou femelle, reste inclus dans la spore. Les anthérozoïdes, qui proviennent, au nombre de quatre, d'une seule anthéridie, ont un bouquet antérieur de cils. Les archégones des prothalles femelles sont le plus souvent uniques. L'embryon n'a pas de suspenseur.

Les Isoétacées vivantes sont de petite taille et ressemblent un peu aux touffes des feuilles de Graminées ou de Joncacées. Les formes fossiles atteignaient plusieurs mètres de hauteur. Les Isoétacées constituent un groupe isolé de Cryptogames vasculaires, et il semble que l'on puisse les rapprocher des Sigillariacées. Le système radiculaire rappelle celui des Lépidodendracées, et les canaux à mucilage des feuilles rappellent le parichnos de ces dernières.

Une seule famille actuelle, les *Isoétacées,* avec deux genres seulement : les *Isoetes* et les *Stylites* (qui comprennent une unique espèce, des Andes péruviennes). Nous y ajoutons deux familles fossiles : les *Pleuroméiacées* et les *Nathorstianacées.*

Les Pleuroméiacées, représentées seulement par des espèces fossiles, dont les mieux connues sont attribuées au genre *Pleuromeia,* révèlent des affinités avec les Lépidodendrales. La tige n'est pas aussi courte que chez les Isoétacées, elle atteignait près de 2 m; quant aux feuilles stériles, elles pouvaient avoir jusqu'à 10 cm et étaient situées vers le sommet des tiges. Ces feuilles, au moment de leur chute, laissaient des cicatrices sur les tiges, disposées en spirale.

Les strobiles, groupés au sommet de l'axe, étaient constitués par des sporophylles à écailles imbriquées, portant des sporanges. A la différence des Isoétacées proprement dites, la position du sporange, chez les Pleuroméiacées, semble avoir été sur la face inférieure des sporophylles; on observera en outre que les mégasporophylles et les microsporophylles se trouvaient sur des pieds différents.

Ces plantes auraient seulement vécu au Trias moyen d'Allemagne. L'espèce la mieux connue — et assez bien reconstituée par les paléontologues — est *Pleuromeia sternbergii.*

La famille des Nathorstianacées comprend le genre *Nathorstiana,* avec l'espèce *N. arborea,* encore assez mal connue par suite de la mauvaise conservation des fossiles trouvés, dans le Crétacé d'Allemagne. C'était, à ce qu'il semble, une plante guère plus haute que 20 cm, à tige renflée à la base, et peut-être intermédiaire entre les genres *Pleuromeia* et *Isoetes.*

Les Isoétacées actuelles, outre le genre *Stylites*, monospécifique, comprennent le genre *Isoetes.*

Douze espèces européennes, dont neuf seulement se trouvent en France, peuvent être réparties en deux groupes : les aquatiques et les amphibies, submergées la plupart du temps, et les terrestres (ou submergées très peu de temps en hiver). Dans le premier groupe, *I. lacustris* et *I. setacea,* des lacs et étangs de montagne, se distinguent par leurs macrospores et par la taille et l'aspect de leurs feuilles. *I. velata* est vivace, amphibie, à bulbe trilobé; la base des feuilles largement membraneuse persiste, formant des sortes d'écailles papyracées : c'est une plante des bords d'étangs des régions méditerranéennes.

Parmi les espèces terrestres, *I. hystrix* et *I. durieui* ont les bases des feuilles noires, persistantes chez *I. hystrix* sous forme d'écailles luisantes, noires, ayant deux lobes latéraux.

Le genre est particulièrement répandu aussi en Amérique du Nord, avec une vingtaine d'espèces rien que pour les États-Unis. Les espèces fossiles ont été réunies dans le genre *Isoetites,* qui a existé du Crétacé au Miocène. Il est douteux que l'on puisse attribuer aussi à la famille le genre *Lycostrobus* du Rhétien.

Miadesmiales

Ce petit ordre comprend la seule famille des *Miadesmiacées* avec le genre *Miadesmia* qui, selon certains auteurs, devrait être placé parmi les Lépidocarpales. *M. membranacea* se trouve dans le Carbonifère supérieur d'Angleterre. Il est voisin des *Selaginella,* par ses sporophylles réunis en strobiles; il était hétérosporé, mais on ne sait pas si les deux sexes se trouvaient dans un même cône; le mégasporange était presque entièrement recouvert par la macrosporophylle et contenait une seule mégaspore qui se développait à l'intérieur de la sporophylle elle-même. La fécondation se faisait par une ouverture munie de longs poils, peut-être destinés à retenir les microspores. La microsporophylle portait un microsporange contenant de nombreuses microspores.

SPHÉNOPSIDES

Presque tout le monde connaît ces petites plantes qui ont reçu différents noms, tels que « queue de cheval », « queue de renard », etc. Il s'agit des prêles, surtout fréquentes dans les lieux humides. Elles sont constituées par une tige herbacée, droite, qui, chez les espèces les plus communes, porte des séries superposées de rameaux verticillés très fins, plus courts vers le sommet de la tige, qui prend donc le plus souvent la forme conique d'un petit cyprès.

La tige des Équisétales, qui est toujours munie de côtes parallèles longitudinales, est articulée et se présente comme une succession de nœuds et d'entre-nœuds; chaque nœud porte un verticille de feuilles réduites, parfois sous forme de dents. Les ramifications, quand il y en a, apparaissent entre deux feuilles et sont, elles aussi, verticillées : rameaux et feuilles alternent donc. Les organes de reproduction sont groupés en un épi terminal ou strobile.

Les Sphénopsides, appelées aussi Articulées, du fait que les tiges et les rameaux sont divisés en « articles », qui se réduisent aujourd'hui à des plantes de petite taille, eurent autrefois beaucoup d'importance, par suite de leur abondance et des proportions qu'elles atteignaient. Apparues au milieu du Dévonien, elles se développèrent de façon importante au Carbonifère, avec des arbres de taille

Aymonin

▲ *Les isoètes sont des Fougères immergées ou semi-immergées.*

Page ci-contre :
◀ **Lepidodendron,** *lycopode fossile du Westphalien.*


C. Nardin - Jacana

▲ **Equisetum sylvaticum** *des bois humides et des berges ombragées. Les tiges stériles vertes sont retombantes, les tiges fertiles sont blanchâtres.*

identique à celle de nos sapins; puis le nombre des espèces décrut depuis la fin du Paléozoïque et encore plus au Mésozoïque — quand il ne resta alors que les Équisétidées pour représenter la classe. Les espèces actuelles sont toutes réunies dans l'unique genre *Equisetum.*

Les Sphénopsides comprennent donc quatre sous-classes, dont trois sont représentées par des espèces disparues, les Équisétidées seules subsistant de nos jours.

● *Hyéniidées*

L'ordre unique de cette sous-classe, les Hyéniales, comprend deux familles, les Calamophytacées et les Hyéniacées, avec quelques formes fossiles du Dévonien moyen. Le caractère distinctif des tiges articulées est encore peu apparent chez ces plantes.

Il s'agissait d'arbustes rhizomateux, à ramification dichotomique, à feuilles plusieurs fois dichotomes. Les sporophylles étaient disposées en un épi lâche à l'extrémité des rameaux dont les ramifications irrégulières portaient des sporanges pendants. On peut les considérer comme des ancêtres des Articulées proprement dites.

La famille des *Hyéniacées* comprend le seul genre *Hyenia,* avec deux espèces. Les premiers fossiles en ont été trouvés en 1926 dans des terrains du Dévonien moyen de la Prusse rhénane, puis d'autres ont été découverts en Norvège. *H. elegans* avait des feuilles verticillées par quatre, laciniées seulement à la partie distale des rameaux, et les sporanges pendaient aux extrémités des sporophylles bifurquées.

Les *Calamophytacées* comprennent le seul genre *Calamophyton,* qui a été trouvé dans les mêmes couches du Dévonien que le précédent. La tige de *C. primoevum* (qui était probablement un arbuste) était ramifiée plus ou moins dichotomiquement, avec des branches robustes, peut-être articulées (bien que peu distinctement), au moins dans les parties basses des branches. Dans les endroits que l'on peut considérer comme des nœuds s'inséraient de petites feuilles spatulées d'environ 1 cm de longueur, divisées en lanières par division dichotomique distale. Les sporophylles portaient, à l'extrémité des dernières bifurcations, des sporanges ovoïdes. Les rameaux fertiles étaient homologues des stériles.

● *Pseudoborniidées*

A cette sous-classe appartient un ordre unique avec une famille unique *(Pseudoborniacées)* et un seul genre, *Pseudobornia :* c'est *P. ursina* du Dévonien supérieur. Sur les tiges de cette plante, à intervalles réguliers, de petits rameaux étaient insérés, munis de feuilles longues et étroites, tétraverticillées, laciniées, en pinceau. On a découvert cette espèce dans les îles Svalbard, dans l'océan Arctique. Les feuilles des rameaux fertiles étaient plus réduites, et l'un de leurs lobes portait des sporanges. La forme générale de la plante était peut-être celle d'une grande prêle.

● *Sphénophyllidées*

Les espèces appartenant à cette sous-classe, toutes fossiles, proviennent de terrains du Paléozoïque ancien, plus spécialement du Dévonien supérieur, mais ont été retrouvées jusqu'au Trias inférieur. Cette sous-classe comprend un seul ordre : les Sphénophyllales.

Cet ordre est constitué par trois familles, avec un genre unique chacune : les Sphénophyllacées, les Cheirostrobacées et les Tristachyacées.

Les *Sphénophyllacées* vécurent du Dévonien supérieur au Trias inférieur. Parmi les nombreuses espèces de *Sphenophyllum,* citons *S. cuneifolium, S. dawsoni, S. emarginatum, S. fertile, S. insigne, S. majus, S. myrophyllum, S. trichomatosum* et *S. verticillatum* qui étaient, à ce qu'il semble, des lianes rampantes, atteignant 1 m de longueur, à tiges pleines, très flexibles, de faible diamètre (moins de 1 cm) et à côtes peu nombreuses. Les feuilles étaient disposées généralement par verticilles de trois ou de multiples de trois (neuf à douze et même dix-huit).

Ces dispositions donnaient peut-être aux plantes le port de certaines Rubiacées, par exemple *Galium aparine.* Les feuilles étaient, au moins en partie, divisées en fines lanières, ce qui fait penser qu'elles ont appartenu à

des parties immergées. D'autres espèces avaient par contre des feuilles cunéiformes, souvent dentées. Certaines espèces sont hétérophylles. Les épis fructifères étaient situés à l'extrémité des branches, ils étaient étroits, très allongés, et formés de verticilles de sporophylles composés d'une bractée inférieure foliacée et d'une partie supérieure fertile; chaque ramification est terminée par un sporange, les sporanges contenaient des spores d'un seul type. La forme de strobile prise par l'ensemble des sporophylles rappelle les appareils florifères et fructifères des Spermatophytes. Certains de ces strobiles atteignaient une longueur de plusieurs centimètres et un diamètre d'environ 2 cm.

La famille des *Cheirostrobacées* était constituée par le genre *Cheirostrobus*, du Carbonifère inférieur d'Écosse, genre encore mal connu et seulement par le cône de *C. pettycurensis*. Les sporangiophores sont soudés à la bractée, tous les deux étaient trifides, et chaque branche était munie de quatre sporanges. Verticilles fertiles et stériles alternaient.

Dans la famille des *Tristachyacées*, avec le genre *Tristachya (T. raciborskii)* du Carbonifère polonais, il semble que la plante portait des feuilles larges au sommet mais étroites à la base, disposées par verticilles de six; les épis sessiles et courts étaient formés de dix-huit-vingt-quatre sporangiophores peltés et insérés légèrement au-dessus des feuilles.

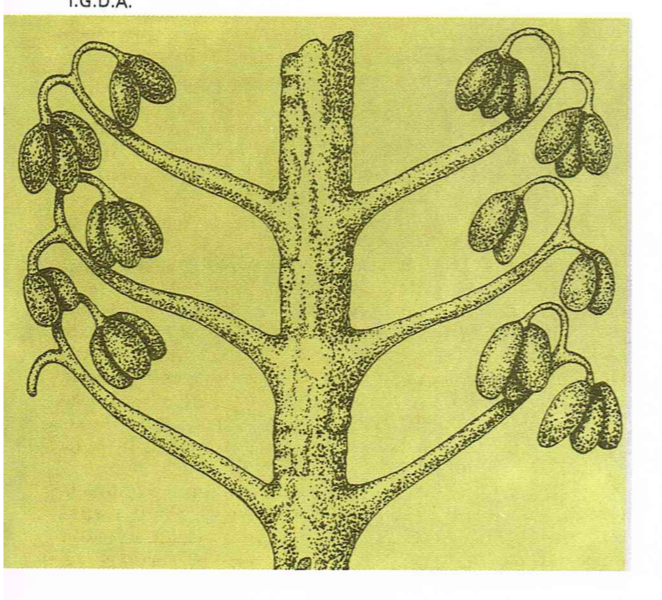
● *Équisétidées*

Cette sous-classe comprend, outre les prêles actuelles, les grandes prêles arborescentes fossiles qui formaient des forêts d'arbres gigantesques. Les Équisétidées dominèrent au Paléozoïque, en particulier au Carbonifère. Les *Calamites*, qui sont les mieux connus, pouvaient atteindre des hauteurs d'une dizaine de mètres, avec des troncs de 1 m de diamètre. Sur les troncs, généralement creux, et à moelle centrale volumineuse, caduque, couverts d'une écorce bien différenciée, on peut encore voir les nœuds et les entre-nœuds (ceux-ci pourvus de côtes), propres aux Articulées, ainsi que la disposition verticillée des ramifications.

Certaines espèces possédaient des feuilles divisées et fourchues; d'autres étaient munies de feuilles lancéolées, elles aussi disposées en verticilles; leur longueur pouvait atteindre plusieurs centimètres, et elles étaient souvent réunies ensemble à la base, en une espèce de gaine, comme chez les *Equisetum* actuels. Beaucoup d'espèces sont hétérophylles. Les sporophylles groupées en épis solitaires ou verticillés étaient très semblables aux épis des prêles; elles étaient situées sur des rameaux spéciaux et constituées par des feuilles fertiles, 4- sporangiées; toutes les feuilles étaient fertiles, ou les fertiles alternaient avec les stériles. Certaines espèces étaient isosporées, les autres étaient hétérosporées.

L'unique ordre des Équisétales est divisé en trois familles : Astérocalamitacées, Calamitacées et Équisétacées.

I.G.D.A.



Chez les *Astérocalamitacées*, la forme générale de grande prêle est très nette pour les espèces appartenant aux deux genres *Asterocalamites* et *Asterocalamitopsis*. Elles possédaient un système radiculaire à divisions dichotomiques et des feuilles à segments linéaires, en verticilles, superposés, non alternés. L'appareil sporangifère était formé de sporophylles verticillées, en forme d'écusson, à sporangiophores munis de quatre sporanges isosporés, avec quelquefois quelques verticilles intercalés de feuilles stériles. Il ne semble pas que toutes les espèces attribuées aux genres cités fussent arborescentes : il devait en être de buissonnantes. Les *Asterocalamites* ont vécu du Dévonien moyen au Carbonifère supérieur.

La famille des *Calamitacées* comprend un grand nombre d'espèces fossiles bien connues, appartenant principalement au genre *Calamites*, si riche qu'il a d'abord été divisé en plusieurs sous-genres. Leur tige présentait à l'état adulte une moelle centrale, pleine à la hauteur des nœuds, creuse entre les nœuds. Les faisceaux de bois primaire, avec leurs lacunes centrales, faisaient fonction de canaux aérifères; il existait un bois secondaire, un liber, et enfin une écorce très épaisse, recouverte par un épiderme.

Ces troncs majestueux s'élevaient jusqu'à plus de 10 m, et, étant donné leur possibilité d'un fort accroissement secondaire, atteignaient ou dépassaient 1 m de diamètre. Ils étaient soit simples, soit ramifiés, par verticilles espacés, soit régulièrement ramifiés en verticilles à chaque entre-nœud. Ils différaient nettement des troncs des arbres actuels, surtout par la présence des nœuds, propres à la famille des Articulées. L'appareil végétatif ressemblait à celui de nos prêles actuelles : il consistait en un rhizome hypogé, qui donnait naissance à des bourgeons aériens; les rhizomes avaient des nœuds d'où partaient des racines adventives, disposées en verticilles; d'autres racines adventives se trouvaient sur les nœuds inférieurs de la tige. Cette dernière caractéristique indique que la partie basse du tronc restait aussi immergée dans la terre fangeuse ou dans l'eau. Les feuilles étaient pourvues de stomates aérifères et aquifères qui sont une preuve de l'importante humidité qui régnait alors dans leur milieu. Les feuilles étaient dimorphes, linéaires et libres sur les tiges de premier ordre, équisétiformes ou à limbe sur les rameaux. Leur disposition était en verticilles, comme celle des branches, lesquelles pouvaient exister seulement au sommet de l'axe ou bien au niveau de certains nœuds mais non de tous.

Nous avons déjà parlé des nombreuses ressemblances avec les espèces actuelles, ressemblances qui s'étendaient à l'appareil reproducteur, constitué par des épis assez longs, solitaires ou en verticilles, où les verticilles fertiles alternaient avec des verticilles de bractées plus ou moins peltées, stériles.

Il n'y a peut-être eu à aucun moment de l'histoire du monde une végétation d'une telle exubérance, ni une telle densité des forêts qu'à cette époque, et les gisements de houille exploités actuellement sont en partie formés de ce type de Végétaux.

Les côtes des entre-nœuds de la tige alternaient d'un nœud à l'autre; chaque côte se terminait par un renflement, avec une cicatrice punctiforme à la base. *Calamites cisti* possédait des côtes fines et étroites, et les nœuds étaient allongés verticalement; les feuilles étaient dressées et pointues. *C. suckowii* semble avoir été de grande taille, avec de larges rhizomes. *C. cruciatus* est reconnaissable aux grosses cicatrices laissées par les branches qui s'inséraient sur le tronc : elles sont circulaires et ombiliquées. *C. goepperti* se caractérise par des verticilles de cicatrices foliaires à chaque nœud, ainsi que des verticilles de grosses cicatrices de branches. *C. gigas*, du Permien, avait un tronc particulièrement robuste et des côtes larges.

Parmi les autres « genres » qui n'ont été bien souvent que des parties isolées de *Calamites*, nous mentionnerons les *Annularia*, avec des feuilles en verticilles, soudées à la base, allongées en spatule à leur extrémité, formant des verticilles au nombre de seize à trente-deux chez *A. stellata*, ou lancéolées, au nombre de huit à douze par verticille chez *A. radiata*, ou enfin assez larges, en spatule, mais étroites à la base, disposées en verticilles ou en rosettes très caractéristiques, au nombre de douze à dix-huit chez *A. sphenophylloides*.

Les fossiles réunis dans le genre *Asterophyllites* présentaient des feuilles verticillées très pointues et formant une

J. Marguerier



▲ **Arthropitys bistriata.** ***Coupe tangentielle de la tige montrant l'anatomie : grands rayons, alternance des faisceaux.***

◀ ***Portion de fronde fertile de* Sphenophyllum.**

coupe dressée, avec une seule nervure visible. Il s'agissait encore d'espèces évidemment très semblables, par l'aspect, à nos prêles.

Chez les *Calamostachys*, et par exemple *C. tuberculata*, les épis se composaient de verticilles fertiles alternant avec d'autres stériles, consistant en douze à seize écailles de protection soudées à la base, alors que des verticilles fertiles étaient formés de dix-huit sporangiophores à quatre sporanges chacun à leur extrémité (mégasporanges ou microsporanges). Chez *C. germanica*, les verticilles fertiles étaient courts, avec un seul sporange, et chez *C. americana*, les strobiles avaient environ 12 cm. Les *Calamostachys* sont homosporés ou hétérosporés.

Dans le genre *Palaeostachya*, l'épi ou strobile portait les sporangiophores 4-sporangiés à l'aisselle des bractées réunies en une sorte d'inflorescence (*P. pedunculata*). Le genre *Macrostachya* (avec l'espèce *M. caudata*) se distinguait par son épi, dense et épais, formé de nombreux verticilles serrés.

Les racines des *Astromyelon* étaient spongieuses, tout au moins partiellement, ce qui semble indiquer que les plantes croissaient dans la vase des marais. Les restes fossiles réunis dans le genre *Cingularia* (qui semble aberrant), avec l'espèce *C. typica*, rappellent les *Calamites*, mais leurs feuilles n'alternaient pas de l'un à l'autre des nœuds successifs, et les verticilles des épis fructifères étaient soudés sur la moitié de leur longueur, les sporangiophores étant fixés à la face dorsale ou externe de ces verticilles.

Les espèces du genre *Calamitina* (*C. sachsei*) devaient présenter un aspect particulier, à cause de la longueur de leurs entre-nœuds et de la présence de branches sur certains des nœuds seulement. Par contre, de véritables touffes de rameaux peuvent être observées chez les *Eucalamites* (*E. carinatus* et *E. multiramis*), chez lesquels seule la partie inférieure du tronc, qui possédait à la base de gros rhizomes, restait nue.

Enfin, le genre *Stylocalamites* (*S. schulzi*) portait de grosses ramifications primaires, droites, possédant seulement vers leur sommet des ramifications secondaires ; celles-ci étaient assez courtes, et la plante avait l'aspect d'un énorme candélabre.

Parmi les *Équisétacées*, le genre *Equisetum* est le seul qui, avec une trentaine d'espèces, ait survécu pour représenter cette famille, dont l'origine remonte au Carbonifère supérieur. Ces espèces se distinguent des *Calamites* par leur petite taille.

Les *Equisetum* actuels habitent les marécages et les lieux inondés, ou les champs et les bois ombragés, plus rarement les sols secs.

Les racines du sporophyte sont insérées aux nœuds du rhizome et peu nombreuses ; le rhizome est souterrain, longuement horizontal, vivace, ramifié, articulé. Il donne des tiges aériennes. Les tiges sont articulées, formées d'articles séparés par un diaphragme. Elles peuvent être vivaces ou annuelles.

Les entre-nœuds présentent toujours des côtes longitudinales ; dans les vallécules situées entre les côtes, on observe des stomates. Les feuilles sont petites, verticillées et soudées à chaque nœud formant une gaine. C'est dans la gaine formée par les feuilles, et c'est toujours à l'endroit des nœuds, que naissent les rameaux (quand il y en a), eux aussi disposés en verticilles, non pas placés à l'aisselle des feuilles, mais alternant avec elles. Les tiges et les rameaux ont une surface silicifiée, rugueuse ; c'est par les tiges et les rameaux que s'exerce l'assimilation chlorophyllienne, et non par les petites feuilles décolorées, qui jouent un rôle peu important.

On observe dans la section de la tige, en dessous de l'épiderme, un tissu mécanique, un tissu assimilateur et un anneau de faisceaux fibro-vasculaires. Une couronne de canaux aérifères corticaux se trouve sous les vallécules, alors qu'un autre petit canal aérifère est adjacent à chacun des faisceaux vasculaires, provenant du protoxylène résorbé (canal carinal) ; une grande lacune centrale rend la tige creuse. Normalement, il n'y a pas de croissance secondaire en épaisseur, sauf chez *E. maximum* (= *E. telmateia*). Selon les espèces, les axes sont tous fertiles, ou il y a des frondes fertiles et des stériles.

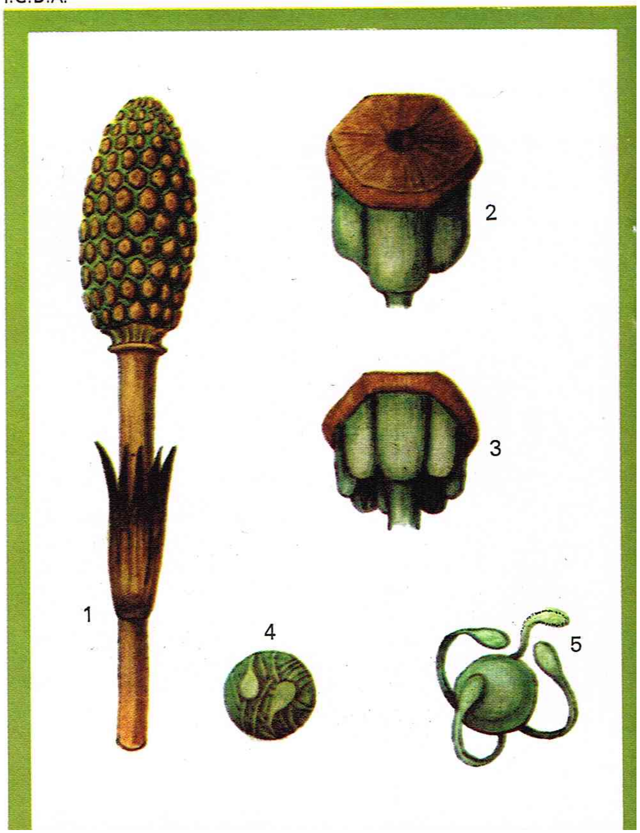
Les tiges stériles et fertiles peuvent être semblables, chlorophylliennes, ou différentes, les tiges fertiles étant alors blanchâtres ou rosées, précoces, et disparaissant après la chute des spores. L'appareil sporangifère est en forme d'épi ou strobile, pédicellé ou non, porté par le sommet de la tige ou des rameaux. Au-dessous de l'épi existe une collerette dentée. Le strobile est formé de sporangiophores, en forme d'écussons hexagonaux et abritant à leur face inférieure un nombre variable (généralement cinq à dix) de sporanges marginaux. Les sporangiophores sont d'abord serrés les uns contre les autres, protégeant les sporanges jeunes, puis s'écartent à maturation, les sporanges s'ouvrant par une fente latérale pour libérer les spores.

Les spores de couleur verte sont dotées d'une endospore, d'une exospore et d'une épispore, qui se fend en quatre pour donner quatre rubans allongés, les *élatères* ; celles-ci font fonction d'ailes et, sous l'action du vent, favorisent la dissémination de la spore ; en outre, très sensibles à l'état hygrométrique de l'atmosphère, elles rassemblent souvent plusieurs spores, ce qui favorise leur germination. Le prothalle est vert, de 1 à 2 cm de largeur au maximum, et se présente comme une petite lame laciniée ou lobée. Il y a des prothalles mâles et des prothalles femelles, la différenciation a lieu (bien que les spores

Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▶ *Empreinte fossile d'une fronde d'*Annularia.

I.G.D.A.



▶ *1 : partie terminale de la fronde fertile.* Equisetum. *2 : partie supérieure de la sporophylle. 3 : partie inférieure montrant les sporanges. 4 et 5 : spores avec élatères repliées et déployées.*

paraissent toutes égales) suivant les conditions du milieu où tombe la spore : quand ces conditions ne sont pas très bonnes, il y a prédominance de prothalles mâles (avec anthéridies), les prothalles femelles étant alors naturellement rares. Dans certains cas, les prothalles peuvent aussi être hermaphrodites. L'oosphère fécondée, contenue dans l'archégone, produit l'embryon qui ne possède pas de suspenseur. La cellule épibasale donne l'axe et les feuilles, la cellule hypobasale le pied et la racine.

La plupart des *Equisetum* perdent leur partie épigée pendant la mauvaise saison; seuls restent vivants de petits tubercules hivernants, naissant sur des rameaux hypogés, qui forment parfois des systèmes rhizomateux très ramifiés, pouvant pénétrer dans le sol à une grande profondeur. Les rhizomes possèdent eux aussi des nœuds et des entre-nœuds, avec des écailles aux nœuds, et des rameaux qui peuvent donner lieu (mais non toujours) à la formation des tiges aériennes ou rester souterrains.

On connaît en France neuf espèces d'*Equisetum* se répartissant en deux sous-genres :

1° Les espèces à tiges fertiles et stériles semblables, persistantes, cônes apiculés *(Hippochaete)*. Parmi les principales, citons *E. hyemale* ou prêle d'hiver : les dents de la gaine foliaire sont caduques, laissant après leur chute de petites saillies noires ; la tige est simple, gris verdâtre, persistante, robuste, de 30 à 100 cm. *E. ramosissimum* a des tiges rameuses, surtout vers le milieu, huit à vingt côtes convexes ; la lacune centrale a environ 1/2 à 2/3 du diamètre de la tige. Chez *E. variegatum,* la lacune centrale est petite, la tige ne présente que cinq à dix lobes, et les dents de la gaine sont cerclées de noir.

2° Les espèces à tige fertile et stérile différentes, non persistantes, cônes obtus *(Equisetum)*. *Equisetum arvense* croît dans les champs humides, de préférence argileux, les tiges fertiles roussâtres paraissent et se fanent rapidement avant que naissent les stériles. Les branches sont dressées, tétragones ; les gaines, lâches, présentent six à douze dents. *E. telmateia (E. maximum),* ou grande prêle, dont les tiges stériles, épaisses, lisses, d'un blanc d'ivoire, atteignent jusqu'à 2 m de hauteur, a aussi des tiges fertiles de printemps, de 20 à 40 cm, d'un blanc rougeâtre, à gaines foliaires foncées, munies de vingt à trente dents pointues. C'est une plante des lieux très humides et argileux.

E. pratense, plante grêle de 10 à 60 cm de hauteur, printanière, dont les tiges de deux sortes paraissent en même temps, a des rameaux abondants, verticillés, étalés ou recourbés, se développant après la fructification ; les gaines sont munies de dix à douze dents, blanches, scarieuses au bord et portant une ligne brune sur le dos. Chez *E. sylvaticum,* les nombreux rameaux des tiges stériles vertes sont retombants, les tiges fertiles, blanchâtres, ont des rameaux qui se développent aussi après la fructification ; les gaines sont fendues en trois ou quatre lobes.

Enfin, *E. palustre* et *E. fluviatile (E. limosum)* à tiges lisses, rameaux denses se desséchant en automne, se distinguent par leur tige : chez *E. fluviatile,* elle est creuse sur environ 4/5 de son diamètre, et les dents de la gaine, noires, n'ont pas de côtes, chez *E. palustre,* le diamètre de la lacune centrale est moins de 1/2 de celui de la tige ; les dents de la gaine ont une côte et une marge scarieuse.

Parmi les espèces non européennes, nous mentionnerons *E. schaffneri* ou prêle de Schaffner, à axes très gros, et *E. giganteum* ou prêle géante, liane qui peut atteindre une hauteur de plus de 5 et même 10 m. Ces deux dernières espèces vivent respectivement au Mexique et en Amérique du Sud. Toutes deux se prêtent bien à la culture en serre, de même qu'*E. robustum*, d'Amérique centrale, et *E. scirpoides,* des régions nordiques et arctiques. *E. telmateia* et *E. variegatum* peuvent, dans certains cas, être utilisés dans le même dessein. *E. arvense* est non seulement diurétique, mais aussi hémostatique. Il servait dans les affections rénales et arrête les hémorragies, il a en outre des propriétés mineures, en décoction (maux de gorge, ophtalmies, etc.).

E. palustre contient des alcaloïdes toxiques, l'équisétine et la palustrine, qui le rendent dangereux, surtout pour le bétail.

P. Starosta

▲ ***Détail très grossi d'un épi sporifère d'*Equisetum *montrant les écussons vus de face avec les spores en dessous.***

P. Starosta



◀ ***Détail de la tige stérile d'*Equisetum telmateia *montrant le détail de la gaine foliaire lâche.***

P. Starosta

Les Équisétacées fossiles sont bien représentées du Carbonifère au Crétacé inférieur : parmi les genres les mieux connus, nous citerons surtout les *Equisetites,* avec plusieurs espèces, dont *E. arenaceus,* qui serait la plus grande prêle connue jusqu'à présent, et de nombreuses autres (*E. muensteri, E. oblongum, E. veronense,* etc.). Ce genre est très semblable aux *Equisetum,* et il semble qu'on pourrait les réunir. Il n'en diffère que par la taille, plus grande chez les fossiles, et l'absence d'élatères chez les spores. Le genre *Equisetum* proprement dit possède des représentants fossiles à partir du Crétacé ; nous citerons pour le Crétacé supérieur *E. zeilleri.*

Le genre *Neocalamites,* du Trias, montrait des verticilles de feuilles allongées, non soudées pour former une gaine comme chez les *Equisetum* actuels.

Les espèces réunies dans le genre *Schizoneura* avaient un port différent. Elles possédaient des entre-nœuds superposés et de larges feuilles aplaties aux nœuds. On trouve au Carbonifère, au Permien, au Trias et au Jurassique les *S. gondwanensis, S. paradoxa* et *S. africana,* qui rappellent les Calamitacées : elles sont également considérées comme des éléments caractéristiques de la flore à *Glossopteris,* genre qui a été attribué jadis aux Fougères, et qui est maintenant classé parmi les Ptéridospermes, peuplant le continent de Gondwana.

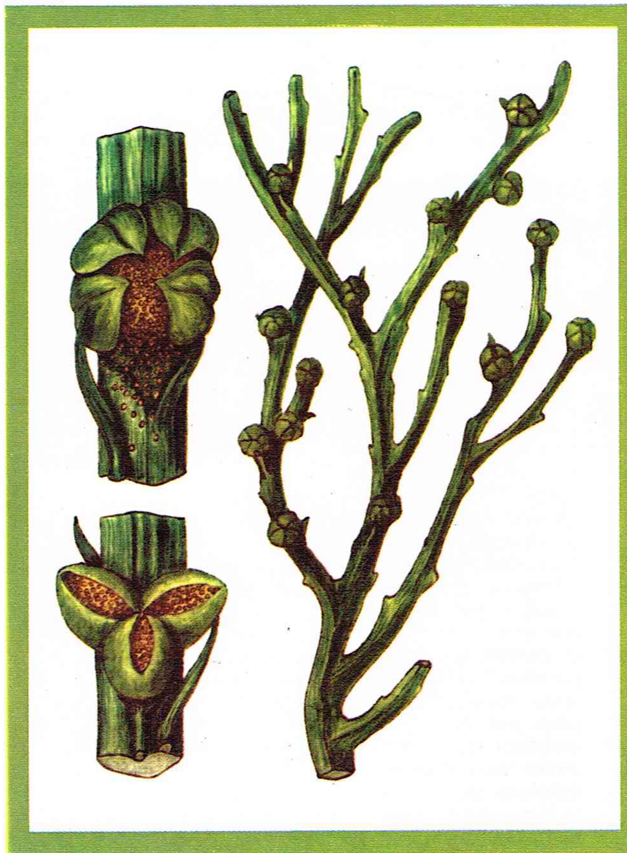
Le genre *Phyllotheca* (ex. : *P. brongniartiana*), qui vécut du Carbonifère supérieur au Crétacé, présente aussi un port d'*Equisetum.*

NOEGGÉRATHIOPSIDES

Les plantes fossiles qui ont été réunies dans cette classe sont considérées par certains auteurs comme des *Filicopsides.* Leurs feuilles semblent pouvoir être assimilées aux frondes des Fougères, mais on sait encore trop peu de chose sur elles pour se prononcer sur leurs affinités.

De toute façon, c'est une classe difficile à situer, que l'on s'accorde aujourd'hui à placer parmi les Ptéridophytes, mais qui, jadis, a été rangée, tantôt avec les Palmacées, tantôt avec les Cycadacées, et même avec les Conifères, c'est-à-dire parmi les Spermaphytes.

I.G.D.A.



Cette classe est divisée en deux sous-classes, les *Noeggérathiidées* et les *Tingiidées*.

● *Noeggérathiidées*

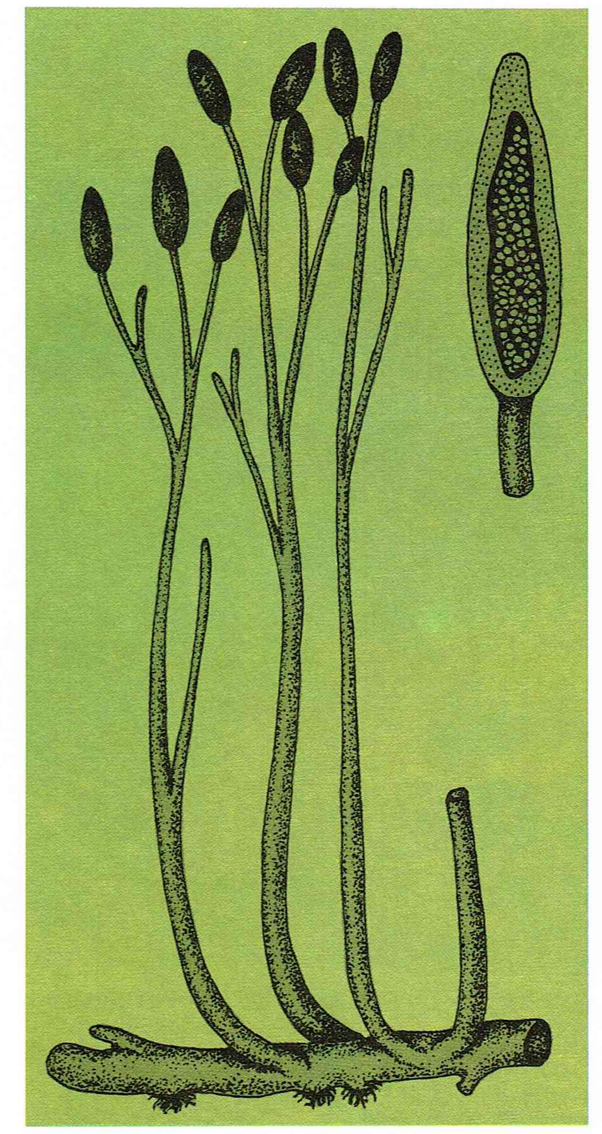
Cette sous-classe comprend deux ordres, les Noeggérathiales et les Plagiozamitales, avec une famille chacun, les Noeggérathiacées et les Plagiozamitacées.
Chez les *Noeggérathiacées,* le genre *Noeggerathia* date du Carbonifère européen. L'espèce *N. foliosa* portait des deux côtés de l'axe une série de feuilles à peu près opposées, élargies en haut, et à plusieurs nervures presque parallèles. On a découvert le cône fertile des *Noeggerathia* dans des gisements récemment mis à jour, qui avaient été inclus dans le genre *Noeggerathiostrobus* (avec l'espèce *N. bohemicus*). L'autre genre connu est constitué par les *Noeggerathiopsis,* découverts dans des sédiments de l'Inde.
Les *Plagiozamitacées* forment une petite famille, qui, avec le genre *Plagiozamites,* semble un terme de passage entre les Noeggérathiidées et les Tingiidées.

● *Tingiidées*

Cette sous-classe est constituée par l'unique ordre des Tingiales comprenant la seule famille des *Tingiacées* avec le genre *Tingia,* qui présentait des feuilles allongées, découpées et laciniées au sommet, disposées sur les tiges selon quatre séries. Les sporophylles, disposées par quatre, en croix, étaient allongées et portaient, du côté supérieur, chacune quatre sporanges sessiles. Les fossiles proviennent du Permien et du Trias de l'Asie orientale.

PSILOTOPSIDES

La présente classe est constituée par l'unique sous-classe des Psilotidées actuelles. Celles-ci comprennent le seul ordre des Psilotales, de position taxonomique encore incertaine, avec deux familles, les *Psilotacées* et les *Tmesiptéridacées,* qui ne montrent pas d'affinités étroites avec les autres groupes de Ptéridophytes.
Il s'agit de formes actuelles, qui sont apparues seulement tardivement au Quaternaire, mais les quelques espèces existantes (*Psilotum,* pantropical [quatre espèces], *Tmesipteris,* d'Australie et d'îles voisines [une espèce]), de structures archaïques, se rapprochent des *Psilophytopsides* fossiles. Le prothalle de ces espèces est hypogé et formé de courts éléments cylindriques vascularisés, avec d'abondants rhizoïdes, vivant en symbiose avec des Champignons Phycomycètes. Sur chaque prothalle naissent des anthéridies et des archégones. L'embryon est exoscopique, sans suspenseur. Le sporophyte a un rhizome souterrain, dépourvu de chlorophylle et vivant en symbiose mycorrhizique comme le prothalle.
La sporophylle des *Psilotum,* épiphyte ou humicole, dressée, dichotome, n'a pas de vraies feuilles, mais plutôt de petites bractées alternes, ovales, dépourvues de nervures et de stomates. Les sporanges, portant des spores toutes semblables (homospores), sont disposés par trois, à l'aisselle de ces bractées, vers l'extrémité des rameaux. *P. triquetrum* et *P. complanatum,* ce dernier épiphyte et à rameaux pendants, vivent dans les pays tropicaux et subtropicaux (Afrique, Australie, Amérique, Japon) ; ils sont épiphytes ou croissent sur des sols très riches en humus.
Les Tmésiptéridacées comprennent un seul genre, *Tmesipteris,* avec l'unique espèce *T. tannensis,* à axes pendants et à petit nombre de rameaux. La plante est dépourvue de racines, et les axes portent, à la partie inférieure, des écailles, puis, plus haut, des feuilles alternes, lancéolées, à limbe développé, pourvues de nervures et de stomates. Les feuilles fertiles sont bifides et portent les sporanges isosporés. Ceux-ci sont situés par deux à l'aisselle des feuilles bifides et s'ouvrent par une fente longitudinale. Les prothalles sont analogues à ceux des *Psilotum ;* ils portent des anthéridies et des archégones ; l'embryon donne d'abord une jeune sporophylle sans feuilles, laquelle produit ensuite la plante, épiphyte des forêts chaudes et humides de l'Australie, de la Nouvelle-Zélande, des Philippines, de la Polynésie et de la Mélanésie.



I.G.D.A.

◄ *Reconstitution d'un fragment de* Rhynia major *avec coupe longitudinale du sporange.*

PSILOPHYTOPSIDES

Cette classe comprend les Ptéridophytes primitifs connus depuis le Silurien supérieur, mais bien représentés surtout au Dévonien inférieur et moyen. Ce sont les premières plantes vasculaires apparues sur Terre. Leur rôle est extrêmement important car il semble que les autres Cryptogames vasculaires et les plantes à ovules en sont issus ; cette opinion est cependant assez controversée. Les espèces fossiles qui ont été attribuées à cette classe sont toutefois encore mal connues, et il est probable que leur position systématique devra être révisée. Pour l'instant, nous distinguerons dans cette classe cinq sous-classes : Rhyniidées, Zostérophyllidées, Psilophytidées, Astéroxylidées et Pseudosporochnidées. Chacune comprend, comme nous le verrons, un seul ordre.

● *Rhyniidées*

On attribue à cette sous-classe l'ordre des Rhyniales. Elles avaient l'aspect d'une Algue dressée, fixée par un rhizome servant de crampon. Elles ne possédaient pas de feuilles ni de racines, mais, par contre, elles présentaient des faisceaux vasculaires à l'intérieur de leurs tiges, lesquelles étaient couvertes par un épiderme pourvu de stomates et présentaient une division dichotomique (se terminant au sommet par des sporanges cylindriques assez gros). On observe, seulement à la base des tiges, des protubérances, qui font penser à des poils ou à des ébauches de feuilles. On ne peut encore parler chez ces plantes d'un système radiculaire, mais il y avait

Page ci-contre :
◄ *Sommet de la tige d'*Equisetum *avec épi sporifère (à gauche).*

◄ *Fragment de tige de* Psilotum triquetrum *et sporanges ouverts (à droite).*



A. Teurtroy - Jacana

▲ Pteridium aquilinum *en lisière de la forêt.*

toutefois des rhizoïdes, qui prenaient l'aspect de petits bulbes. Ces Végétaux étaient hauts d'environ 0,50 m et vivaient au Silurien et au Dévonien, il y a donc trois cents à trois cent cinquante millions d'années ; ils avaient déjà disparu au Carbonifère.

L'ordre englobe deux familles, les Rhyniacées et les Hornéacées.

Les *Rhyniacées* comprennent le genre *Rhynia,* avec deux espèces *(R. maior* et *R. gwinnevaughani),* lesquelles possédaient des rhizomes à rhizoïdes, alors que les tiges étaient dépourvues de feuilles. Les sporanges, sans colonne centrale de tissu stérile, étaient terminaux et de forme allongée. Les fossiles des *Rhynia* ont été découverts dans le Dévonien écossais, près de la localité de Rhynie, d'où dérive le nom donné au genre.

Les *Hornéacées* sont constituées par le genre *Hornea* ou *Horneophyton,* à sporanges pourvus (à la différence des *Rhynia*) d'une colonne centrale de tissu stérile (columelle) et à appareils rhizomateux gonflés et sphéroïdaux comme des tubercules, à la base des tiges. *Horneophyton lignieri* provient des mêmes gisements que les *Rhynia,* qui ont une grande importance par la richesse et la bonne conservation des fossiles (remontant à environ trois cents millions d'années), de structure très primitive. Étant donné leur abondance, on a parlé d'une « flore à *Rhynia* », qui aurait beaucoup de similitudes avec une flore d'Algues (pour préciser, des Algues marines supérieures évoluant vers des plantes amphibies, puis tout à fait continentales). D'autre part, la forme des sporanges des Rhyniales les rapproche des Bryophytes ; ceci est particulièrement évident chez les *Hornea,* qui sont pourvus d'une columelle.

● Zostérophyllidées

La sous-classe des *Zostérophyllidées* comprend l'unique ordre des Zostérophyllales, avec la seule famille des *Zostérophyllacées.* Les espèces de cette famille vécurent aussi à des époques très reculées (Silurien, Dévonien). Il s'agit de plantes croissant en touffes, dont les tiges ont un aspect thalloïde, par suite de leur important aplatissement, qui rappellent les zostères, Phanérogames marins, d'où le nom du genre *Zosterophyllum.* Ce dernier genre comprend des espèces à tiges et à ramifications formant des touffes ou des rosettes ; les sporanges, petits et nombreux, étaient groupés à l'extrémité des derniers rameaux, évoquant les lycopodes. Parmi les espèces les mieux connues, nous citerons *Z. myretonianum* et *Z. rhenanum,* qui semblent avoir vécu immergés, laissant seulement à l'air libre les rameaux portant des sporanges. Ils proviennent du Dévonien inférieur du pays de Galles, mais certains des fossiles remontent au Silurien inférieur d'Australie. Les affinités avec les Psilophytales sont évidentes.

● Psilophytidées

Il s'agit d'une petite sous-classe, qui ne comprend plus que l'ordre des Psilophytales, avec l'unique famille des *Psilophytacées.* Les fossiles étaient des plantes sans feuilles, à tiges et rameaux pourvus de protubérances indiquant des poils ou des épines caduques. Ces Végétaux sont du Dévonien et peut-être du Silurien moyen ; ils étaient de taille moyenne, et à port rappelant quelque peu celui des *Psilotum* actuels.

Chez le genre *Psilophyton, P. princeps* semble avoir atteint une hauteur de 50 cm environ ; ses tiges aphylles, dépourvues de racines, étaient dotées, par contre, de longs rhizomes rampants, et les ramifications étaient enroulées en crosse à leur extrémité. Certains rameaux portaient des sporanges par paires, indéhiscents, à spores toutes semblables.

● Astéroxylidées

Cette sous-classe comprend également un seul ordre, celui des Astéroxylales, avec l'unique famille des *Astéroxylacées.* Il s'agit d'espèces fossiles toujours très anciennes, remontant au Dévonien, avec des rhizomes ramifiés, où l'on commence à entrevoir des racines. Chez le genre

Asteroxylon, la hauteur de la plante était d'environ 1 m, alors que le diamètre des axes ne semble pas avoir dépassé 1 cm. La souche était un rhizome rampant, donnant des pseudo-racines et des tiges. Les espèces de cette famille rappelaient les *Lycopodium* actuels, avec des parties terminales nues portant les sporanges terminaux, dans lesquels on peut observer l'ébauche d'un système de déhiscence apical dû à une assise mécanique, qui serait un caractère plus évolué que chez les ordres voisins. Les tiges, nues à la base, présentaient plus haut de petites saillies, puis des feuilles courtes (lycofeuilles), pourvues de stomates. On connaît peu d'espèces ; nous citerons *A. mackiei,* d'Écosse, et *A. elberfeldense,* d'Allemagne.

● *Pseudosporochnidées*

La sous-classe comprend le seul ordre des Pseudosporochnales, à affinités douteuses, avec la famille des *Pseudosporochnacées.* Chez les espèces fossiles, du Dévonien inférieur et moyen, l'aspect commence à être quelque peu arborescent, mais la hauteur ne dépasse pas 2 à 3 m. Les troncs de ces arbrisseaux étaient légèrement dilatés à la base et avaient une couronne de rameaux dichotomes au sommet. Les ramifications étaient aplaties, surtout les ultimes, ce qui pourrait correspondre à des appareils foliaires primitifs. Certaines ramifications paraissent avoir été différenciées en sporanges en forme de massue situés à l'extrémité des rameaux. Le *Pseudosporochnus kreicii* est connu du Dévonien de Bohême.

FILICOPSIDES

Cette classe est la plus vaste de toutes les classes de Ptéridophytes. Elle comprend les Fougères proprement dites (Ptéropsidées, *Pteropsida, Filices, Filicinae*), selon les différents auteurs, qui sont bien connues de tous par l'élégance et la variété de leurs formes, soit qu'on les trouve à l'état spontané dans nos forêts, en particulier en montagne, soit qu'on les utilise comme plantes ornementales. Les Fougères sont pourvues de racines, d'une tige et de feuilles (appelées aussi frondes) ; par l'aspect et le port, elles se rapprochent beaucoup des Spermatophytes. Elles peuvent être terrestres ou épiphytes. Les Fougères terrestres ont souvent un axe dressé ou rampant et de grandes frondes, souvent dimorphes, les fertiles étant contractées, ce qui facilite la dispersion des spores. Les Fougères arborescentes, souvent confinées dans les pays tropicaux, le long des rivières, présentent un véritable tronc pourvu de feuilles terminales. Les plus petites, les Hyménophyllacées, sont au contraire de texture mince. Les épiphytes peuvent vivre soit sur les troncs, dans de bonnes conditions d'humidité et d'ombre, souvent mélangées aux Bryophytes, soit sur les branches des plus grands arbres des forêts tropicales et doivent supporter la sécheresse et l'insolation auxquelles elles s'adaptent par des formes variées *(Asplenium nidus, Drynaria, Platycerium)* ou par leur texture épaisse, coriace *(Elaphoglossum, Cyclophorus)*.

Les Fougères sont parfois lianiformes, certaines lianes étant enracinées dans la terre, semblables aux formes terrestres, d'autres, très spécialisées, grimpant sur les troncs de grands arbres, ont parfois deux sortes de feuilles, correspondant à des conditions de vie différentes; quelques Fougères sont aquatiques, nageant librement, ou enracinées et développant dans l'eau la plus grande partie de leur appareil végétatif. Les *Acrostichum* sont caractéristiques de la mangrove des pays chauds; ils supportent l'immersion par les marées, formant d'épais buissons. Les frondes des Fougères sont généralement bien développées, pourvues de nombreuses nervures, et d'un pétiole, se prolongeant en *rachis.* Elles peuvent atteindre des tailles exceptionnelles ; par exemple, chez les *Lygodium,* elles mesurent jusqu'à 10 m de longueur. Elles peuvent être entières, mais, le plus souvent, elles sont une ou plusieurs fois divisées, prenant les formes les plus diverses, palmées ou pennées, avec des divisions extrêmement variées.

Les frondes jeunes sont enroulées en crosse au sommet, elles ont une *préfoliaison circinée ;* mais il existe aussi des espèces à préfoliaison droite. Parfois, elles portent sur les faces du limbe, ainsi que sur les pétioles et les axes, de nombreuses petites écailles. Lorsque le limbe est divisé, la première division donne des *pennes,* qui peuvent, à leur tour, être partagées en segments (pinnules) divers. Pennes et segments — ou seulement les premières quand les seconds manquent — présentent des formes variées, sont rétrécis ou non à la base, ont des nervures, distinctes ou non, et diversement disposées. La chlorophylle est toujours présente dans l'épiderme des Filicopsides.

Les sporophylles sont soit entièrement semblables aux autres frondes, soit différentes ; dans le second cas, on peut parler de frondes transformées par leur rôle particulier de supports des appareils sporifères. Les sporanges contenant les spores sont généralement réunis en *sores,* mais restent parfois isolés. Quand ils sont situés sur des sporophylles identiques aux autres feuilles, ils se trouvent à la face inférieure, ou encore sur la marge des frondes. Les sores ont une forme arrondie ou réniforme, ou bien ovale, ou plus ou moins allongée, jusqu'à être linéaire ; ils peuvent être nus ou recouverts par une sorte de voile, qui est l'*indusie.* Dans certains cas, les sporanges sont fusionnés en *synanges.*

Les Filicopsides peuvent être eusporangiées (toutes les Filicopsides d'origine ancienne : Marattiales, Ophioglossales). Les sporanges sont alors massifs, à paroi formée de plusieurs rangées de cellules. Ils se développent simultanément dans un sore qui ne possède généralement pas d'indusie. Le nombre de spores est très élevé ; ces spores n'ont pas de périspore.

Les Osmondacées et les Schizæacées sont intermédiaires entre ce groupe et les Leptosporangiées. Chez les Leptosporangiées, qui comprennent la plupart des espèces actuelles, les sporanges (chacun d'entre eux dérivant d'une seule cellule) sont grêles, généralement pédicellés, et ne se développent pas tous en même temps. Le sore est, le plus souvent, mais pas toujours, recouvert d'une indusie. Le nombre des spores est peu élevé (généralement trente-deux, soixante-quatre) ; ces spores présentent ou non une périspore. Leur ornementation extrêmement variée (papilles, épines, pointes,



B. Barbey - Magnum

▲ ***En forêt nuageuse (forêt tropicale de montagne), les épiphytes sont dans des conditions écologiques différentes selon qu'ils se développent à la base ou au sommet des arbres. Ici, Fougère épiphyte de la base du tronc.***



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▲ *Disposition marginale des sores chez* Adiantum (capillus-Veneris).



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato

▶ *Sores circulaires, munis d'une indusie, de* Cyrtomium falcatum.

verrues, côtes) sert à la détermination des espèces. Dans leur majorité, les Fougères actuelles sont isosporées, sauf les Marsiléacées et les Salviniacées.

Le gamétophyte, ou prothalle, des Filicopsides est petit, ayant au maximum un diamètre de 5 cm, mais, en général, il ne dépasse pas quelques millimètres; il est lobé, souvent cordiforme, et chlorophyllien (mais il en existe aussi de cylindriques, non chlorophylliens, associés à des mycorrhizes). A la face inférieure, les rhizoïdes dont il est pourvu le fixent au sol. Il est généralement délicat et meurt rapidement.

Provenant le plus souvent d'isospores, le prothalle porte à la face inférieure les anthéridies et les archégones lorsqu'il est en forme de lame; ceux-ci se trouvent en revanche sur les ramifications épaisses dans les prothalles massifs.

Chez les Fougères hétérosporées, les microspores donnent naissance à un petit prothalle mâle, et les mégaspores à un prothalle femelle plus développé. Dans certains cas, la formation du thalle est précédée d'un stade filamenteux du prothalle; celui-ci peut être ensuite pourvu de poils.

Les anthéridies et les archégones sont, selon les genres, plus ou moins enfoncés dans le prothalle, saillants chez les Leptosporangiées, plus ou moins enfouis chez les Eusporangiées. L'embryon des Leptosporangiées n'a pas de suspenseur; chez les Eusporangiées, il est endoscopique et présente parfois un suspenseur.

Les Filicopsides fossiles sont apparues au Dévonien moyen, et se sont diversifiées pendant l'Anthracolitique. Bien que certains types aient disparu à la fin du Paléozoïque, il subsiste encore de nombreuses espèces. Il est difficile de faire une évaluation quantitative puisque l'on en décrit tous les jours de nouvelles, rapportées surtout par les explorateurs des contrées tropicales ou intertropicales.

Les espèces de Filicopsides existant actuellement (environ douze mille) présentent une polyploïdie généralement accentuée. Elles sont communes dans tous les pays, mais prédominent dans les régions tropicales.

Les Fougères les plus primitives de ce groupe, ou Primofilicidées, datent du Dévonien moyen; il existait certains genres qui ont des représentants parmi les espèces actuelles. *Matonia pectinata,* par exemple, était déjà présent au Crétacé supérieur. Ajoutons que la grande majorité des groupes vivants a des représentants fossiles et qu'il existe peu de plantes dont le passé puisse être aussi longuement suivi. Certains groupes sont mieux illustrés dans le passé qu'actuellement, d'autres, comme les Polypodiacées, offrent au contraire une extraordinaire richesse d'espèces contemporaines.

Les formes ancestrales des Filicopsides sont peut-être les *Stauroptéridacées,* qui montrent des affinités nettes avec les Rhyniales, famille des Psilophytopsides.

Les Filicopsides, dans la classification que nous avons adoptée, comprennent sept sous-classes : *Primofilicidées, Ophioglossidées, Marattiidées, Osmondidées, Filicidées, Marsiléidées, Salviniidées,* et cinquante-cinq familles.

● Primofilicidées

Dans cette sous-classe, également connue sous le nom de Cœnoptéridées, Paléofilicinidées, etc., il existe de nombreuses formes de Fougères fossiles, pourvues de frondes souvent assez réduites. Certaines d'entre elles ont des structures très proches de celles des *Psilophytopsides,* et il n'y a pas de critère absolument déterminant pour les attribuer à l'une ou à l'autre de ces deux sous-classes. Généralement, ce sont des espèces du Paléozoïque, avec des sporanges situés à l'extrémité de feuilles divisées à leur partie distale. Ces sporanges libèrent les spores, soit par un pore qui se trouve à la partie terminale, soit par une fente longitudinale.

Les Primofilicidées comprennent cinq ordres : Iridoptéridales, Zygoptéridales, Bothrioptéridales, Anachoroptéridales et Stauroptéridales.

Iridoptéridales

Cet ordre est représenté par des formes assez primitives remontant au Dévonien, qui ont vécu cependant jusqu'au Carbonifère et même jusqu'au Permien. Les restes fossiles trouvés jusqu'à présent sont attribués à deux familles : les *Arachnoxylacées* avec le genre *Arachnoxylon,* du Dévonien moyen et supérieur, encore mal connu; les *Iridoptéridacées* avec le genre *Iridopteris,* qui date à peu près de la même époque que le précédent et est, comme lui, peu connu.



Bavestrelli, Bevilacqua, Prato



Keraudren - Aymonin

◀ *Sores allongés, sans indusie, de* **Phyllitis scolopendrium.**

▲ **Marsilea quadrifolia,** *Fougère aquatique, flottante, à quatre folioles.*

Zygoptéridales

Les espèces qui ont été réunies dans cet ordre ont des frondes insérées par deux sur la tige, et chaque ramification est située de manière à être perpendiculaire à la précédente. Cette organisation rappelle le port de nombreuses Fougères actuelles. L'ordre présente dans son ensemble des caractères assez primitifs. Les espèces qui lui appartiennent étaient en partie prostrées et rampantes. On peut le diviser en deux familles : les Clepsydropsidacées et les Zygoptéridacées.

Les *Clepsydropsidacées* sont des fossiles dont les plus anciens datent du Carbonifère moyen, mais qu'on trouve jusqu'au Permien inférieur; c'étaient des épiphytes à port de lianes; parmi les genres découverts jusqu'à présent, nous citerons les *Anchyropteris (A. gravi), Clepsidropsis,* et *Asterochloena (A. laxa)*. Il n'est pas impossible que des fossiles inclus dans ces genres aient été des parties de plantes qui ont été considérées comme appartenant à des familles ou à des ordres proches.

Les espèces de la famille des *Zygoptéridacées* semblent être encore plus anciennes que celles de la famille précédente, car on en a trouvé dès le Carbonifère inférieur. Elles ne paraissent pas avoir possédé un véritable limbe foliaire. Parmi les genres que l'on attribue à cette famille, nous citerons : les *Zygopteris (Z. primaria)* et les *Metaclepsydropsis* qui possédaient des rhizomes dichotomes d'où s'élevaient des frondes ramifiées jusqu'au troisième degré, mais, là aussi, les limbes foliaires étaient probablement absents ou, tout au plus, ébauchés sur les dernières ramifications *(M. paradoxa)*. *Diplolabis* (avec l'espèce *D. roemeri*) montre une morphologie semblable à celle du genre précédent, on n'y trouve pas non plus de trace de limbes foliaires. Les sporanges étaient réunis en sores, au nombre de trois à six. Enfin, le genre *Etapteris (E. lacattei)* présentait un système de ramifications assez complexe, mais les ramifications ultimes portaient un limbe.

Bothryoptéridales

Cet ordre est constitué par deux familles : les *Bothryoptéridacées* et les *Tubicaulidacées*. La première est représentée par l'unique genre *Bothryopteris,* avec environ une demi-douzaine d'espèces, dont nous ne citerons que *B. antiqua, B. forensis, B. globosa, B. hirsuta*. Ces Fougères étaient, au moins en partie, des épiphytes et des lianes, qui vécurent du Carbonifère au Permien. Leurs rhizomes étaient fixés aux troncs des arbres. Les feuilles étaient pluripennées ou simples, ou parfois réduites au seul rachis, muni de stomates. Les sporanges (avec des isospores) se trouvaient généralement par petits groupes, sur les dernières ramifications des rachis; il y avait cependant des différences assez notables entre les espèces : les Bothryoptéridacées pourraient représenter un terme de passage entre les Ptéridophytes à lycofeuilles et les autres.

La seconde famille, les *Tubicaulidacées,* comporte des représentants fossiles datant des mêmes ères géologiques que ceux de la famille précédente. On connaît actuellement le seul genre *Tubicaulis,* avec l'espèce *T. solenitis,* qui ressemble par son port aux Osmondacées.

Anachoroptéridales

L'ordre ne renferme qu'une seule famille, les *Anachoroptéridacées,* avec des espèces à feuilles pennées. On connaît mal la structure de leur tige. Ces Fougères vécurent au Carbonifère et aux époques immédiatement suivantes. Elles étaient, pour la plupart, des plantes épiphytes, chez lesquelles les feuilles pennées avaient des folioles planes portant des sporanges groupés en synanges vers l'extrémité des lobes. Les sporanges contenaient un grand nombre de spores et étaient réunis par quatre pour former les synanges, protégés par une sorte d'indusie. Les Anachoroptéridacées semblent donc représenter un type assez évolué chez les Primofilicidées. On connaît comme genres *Grammatopteris,* avec des espèces du Permien d'Allemagne, et *Anachoropteris,* également du Permien.

Stauroptéridales

L'ordre est constitué d'une seule famille qui comprend des Fougères archaïques remontant au Carbonifère, les *Stauroptéridacées*. Le seul genre *Stauropteris* est constitué par quelques espèces, à frondes assez petites, ou peut-être absentes, ou réduites au rachis, comme *S. americana*. *S. oldhamia* était de petite taille, avec des rhizomes très développés, pouvant vivre sur des

CLASSES	SOUS-CLASSES	ORDRES
Lycopsides	*Protolépidodendridées*	*Drépanophycales*
		Protolépidodendrales
	Lycopodiidées	*Lycopodiales*
	Sélaginellidées	*Sélaginellales*
	Lépidodendridées	*Lépidodendrales*
		Lépidocarpales
		Isoétales
		Miadesmiales
Sphénopsides	*Hyéniidées*	*Hyéniales*
	Pseudoborniidées	*Pseudoborniales*
	Sphénophyllidées	*Sphénophyllales*
	Equisétidées	*Equisétales*
Noeggérathiopsides	*Noeggérathiidées*	*Noeggérathiales*
		Plagiozamitales
	Tingiidées	*Tingiales*
Psilotopsides	*Psilotidées*	*Psilotales*
Psilophytopsides	*Rhyniidées*	*Rhyniales*
	Zostérophyllidées	*Zostérophyllales*
	Psilophytidées	*Psilophytales*
	Astéroxylidées	*Astéroxylales*
	Pseudosporochnidées	*Pseudosporochnales*
Filicopsides	*Primofilicidées*	*Iridoptéridales*
		Zygoptéridales
		Bothryoptéridales
		Anachoroptéridales
		Stauroptéridales
	Ophioglossidées	*Ophioglossales*
	Marattiidées	*Marattiales*
	Osmondidées	*Osmondales*
	Filicidées	*Schizaeales*
		Ptéridales
		Dicksoniales
		Davalliales
		Hyménophyllales
		Loxsomales
		Gleichéniales
		Cyathéales
		Aspidiales
		Blechnales
		Matoniales
		Polypodiales
		Plagiogyriales
		Hyménophyllopsidales
	Marsiléidées	*Marsiléales*
	Salviniidées	*Salviniales*

sols très riches en humus. Les rameaux opposés étaient disposés par paires prenant une disposition en croix. Les ramifications secondaires montraient une organisation identique et les dernières ramifications, assez fines, portaient à leur cime des sporanges; ceux-ci, très petits, contenaient des isospores sphéroïdales. Les sporanges de *S. burntislandica* étaient allongés et hétérosporés, contenant quatre mégaspores. Selon certains auteurs, on se trouve ici en présence d'un genre chez lequel on assiste au passage du thalle à la fronde; selon d'autres, cet ordre est très proche des Psilophytopsidées.

● *Ophioglossidées*

Nous arrivons ici à une sous-classe qui comprend aussi des espèces actuelles. Son nom dérive des mots grecs ὄφις, serpent, et γλῶσσα, langue, par allusion à la forme des feuilles. Ce sont des espèces herbacées, parfois épiphytes, dont la plupart habitent les pays tempérés et chauds. Le rhizome des Ophioglossidées porte normalement quelques feuilles ou seulement une seule. Le limbe de celles-ci est constitué de deux parties : l'une, stérile *(trophophylle)* [soit divisée (palmée ou pennée), soit entière et simple], et l'autre, fertile *(sporophylle)* [ressemblant à un rameau, à son tour simple ou ramifié]. Cette dernière, en forme d'épi, porte les sporanges qui contiennent les spores (isospores) en nombre assez élevé. La déhiscence se fait par une fente transversale.

Les prothalles, hypogés, qui peuvent être pluriannuels, sont cylindriques ou ovoïdes ou encore plus ou moins aplatis, parfois ramifiés; ils sont dépourvus de chlorophylle, et leur nutrition se fait par symbiose avec une mycorrhize. Les gamétanges, c'est-à-dire les anthéridies et les archégones, se développent soit à la face supérieure seulement, soit sur les deux faces, et sont généralement situés dans les tissus du prothalle, surtout en ce qui concerne les anthéridies. Après la fécondation, il naît un embryon souterrain, qui, en certains cas, mène une vie hypogée pendant un certain temps. L'embryon est à suspenseur et endoscopique ou sans suspenseur et exoscopique. Les feuilles ont une préfoliaison droite. On observe une polyploïdie très accentuée, avec parfois un nombre de chromosomes $2n = 1\ 260$.

Bien que les représentants de la sous-classe semblent, par comparaison avec les autres Fougères actuelles, plus anciens, on a toutefois trouvé fort peu de fossiles appartenant aux Ophioglossidées; il semble qu'il s'agisse de formes assez primitives, du reste, mal connues. La sous-classe ne comprend qu'un ordre.

Ophioglossales

Cet ordre n'est constitué que par la seule famille des *Ophioglossacées.* Il peut être considéré comme une relique de la flore paléozoïque, le genre *Ophioglossites* étant connu à l'état de fossile. Les Ophioglossacées sont aujourd'hui isolées dans le monde. Les genres *Helminthostachys* et *Botrychium* sont généralement considérés comme les plus primitifs et le genre *Ophioglossum* comme le plus évolué (nervation réticulée).

Ce sont des plantes eusporangiées, le plus souvent terrestres, vivaces, à axes dressés ou rampants, à ramifications dichotomiques. L'axe ne porte généralement qu'une seule ou un petit nombre de frondes; les fertiles sont composées d'une partie fertile et d'une partie stérile. La partie stérile protégée au début par une gaine est variable suivant les genres, simple ou divisée, ou pennée, à nervation pennée ou en réseau. L'épi fertile, qui prend naissance du côté adaxial de la feuille, peut être simple, avec des sporanges marginaux, enfoncés, à paroi épaisse, sessiles, fusionnés latéralement, s'ouvrant par une fente transversale *(Ophioglossum)*, ou plus ou moins ramifié. Le nombre de spores est très élevé. Le prothalle est souterrain, saprophyte, à mycorrhizes, aplati *(Botrychium)* ou cylindrique. La multiplication asexuée par bourgeons sur les racines est très fréquente; de larges colonies peuvent ainsi prendre naissance.

Le genre *Botrychium* a un limbe 1-4 penné, rarement simple, à nervation dichotome, à épis fertiles composés; la fronde stérile est pennée ou plusieurs fois divisée. Il compte environ trente-cinq espèces, surtout des zones

arctiques et tempérées septentrionales. En Europe on dénombre sept espèces, cinq en France.

B. simplex, des lieux humides et tourbeux, a un limbe stérile, pétiolé, simple, trilobé ou tripenné. *B. lunaria* (lunaire), à limbe sessile, est penné, à pennes semi-circulaires ou arrondies. *B. matricariifolium,* des pâturages et des bois, est bipenné. Certains *Botrychium* sont ornementaux (*B. daucifolium* de l'Inde, *B. virginianum* d'Amérique du Nord).

Le genre *Ophioglossum,* qui présente une cinquantaine d'espèces, terrestres pour la plupart, possède une feuille à partie stérile simple, linéaire à ovale, à nervation réticulée. L'épi fertile est linéaire, à deux rangées de sporanges enfoncés et coalescents, marginaux. Les spores (jusqu'à quinze mille par sporange) sont tétraédriques. Trois espèces en Europe, deux en France : *O. lusitanicum* et *O. vulgatum*.

Beaucoup d'*Ophioglossum* peuvent être cultivés pour l'ornementation. Nous rappellerons *O. palmatum* d'Amérique tropicale (dont les frondes stériles sont lobées), *O. pendulum* d'Asie et d'Australie (à frondes pendantes, longues d'une quarantaine de centimètres, larges de 5 cm et d'un beau vert brillant), *O. crotalophoroides* (très petit, avec des frondes à lobes charnus) propre à l'Amérique du Nord, et *O. reticulatum,* des Moluques et de l'Amérique tropicale (avec des frondes à nervures en relief). Si l'on excepte l'usage alimentaire que font de ces plantes certaines populations indigènes, les *Ophioglossum* n'ont guère de propriétés ni d'emplois.

Le dernier genre de la famille, *Helminthostachys,* présente une unique espèce, *H. zeylanica,* propre à l'Indo-Malaisie et à l'Australie, dont les frondes sont divisées, palmées, subdigitées, et dont la partie fertile a un aspect spiciforme. C'est probablement le genre le plus ancien.

● *Marattiidées*

Cette sous-classe ne comporte qu'un seul ordre : les *Marattiales*. Ce sont des plantes terrestres à tige courte, massive, dressée, ou à rhizome horizontal. Les feuilles entourant la tige sont articulées au rhizome, élargies en stipule à la base du pétiole, généralement pennées et rarement palmées. Les sporanges, nés en même temps à la face inférieure des feuilles, forment des sores linéaires ou circulaires, ou groupés en synanges, sans indusie, s'ouvrant par une fente verticale, sans anneau ou à anneau rudimentaire. Le prothalle vert, aplati, peut persister plusieurs années; les organes reproducteurs sont enfoncés (les archégones existent seulement sur la face inférieure).

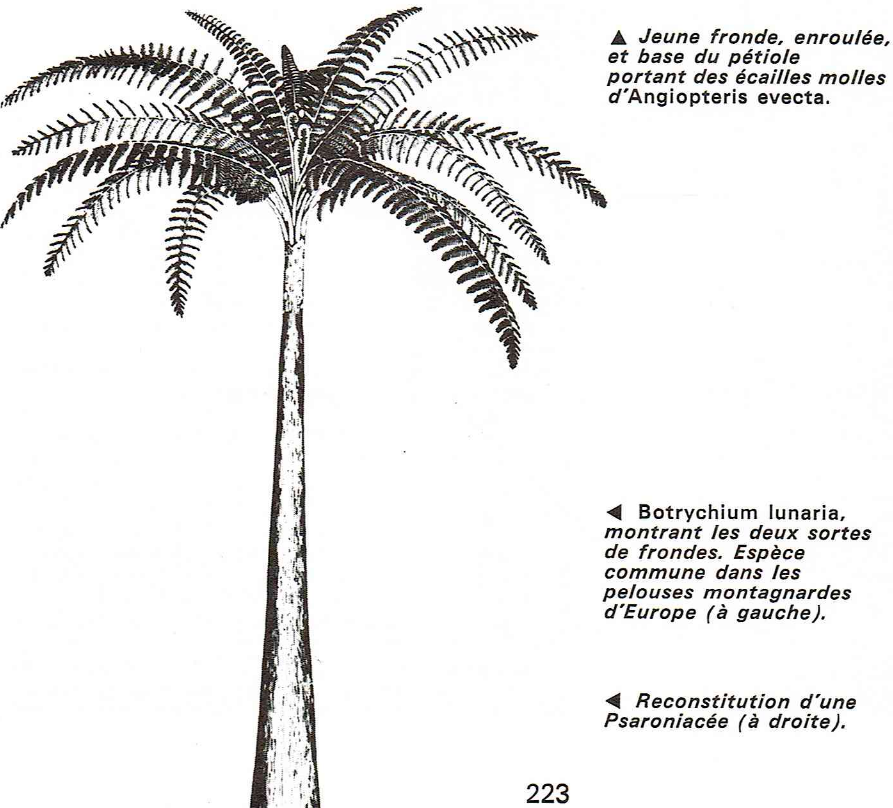


Photo Hallé

▲ ***Jeune fronde, enroulée, et base du pétiole portant des écailles molles d'Angiopteris evecta.***

Keraudren - Aymonin





◀ **Botrychium lunaria,** ***montrant les deux sortes de frondes. Espèce commune dans les pelouses montagnardes d'Europe (à gauche).***

◀ ***Reconstitution d'une Psaroniacée (à droite).***



S. Prato

▲ *Dans les régions tropicales humides, la végétation est particulièrement exubérante. Les Fougères sont très développées, et souvent arborescentes.*

Le groupe est connu depuis le Carbonifère inférieur mais les espèces fossiles sont encore mal déterminées car leurs restes sont morcelés. Le genre *Asterotheca (A. esnostensis)* date du Carbonifère. Au Permien, on trouve d'autres espèces comme *A. arborescens,* pour arriver enfin aux Marattiacées proprement dites du Mésozoïque, lesquelles se rapprochent beaucoup des espèces de la flore actuelle.

Dans la classification que nous avons adoptée, l'ordre comprend cinq familles, à savoir : les Psaroniacées, Angioptéridacées, Marattiacées, Danaéacées et Kaulfussiacées. Les espèces vivant actuellement sont comprises dans les quatre dernières familles, la première étant constituée par des plantes fossiles.

Les *Psaroniacées* sont des Fougères arborescentes, qui vécurent surtout au Carbonifère, mais aussi au Permien, en Europe, en Amérique et dans d'autres régions du monde. Leur tronc, en forme de cône allongé, haut d'environ 10 m, entouré comme les palmiers d'un manchon de pétioles, possédait une grande touffe de feuilles pennées en dessous desquelles persistaient sur l'axe les cicatrices de celles qui étaient tombées précédemment. Leur partie basale était renforcée par un revêtement de racines adventives, favorisant l'aération si — comme cela est probable — ces Végétaux croissaient dans les marais. Parmi les espèces les mieux connues, nous citerons *Psaronius blickei* et *P. brasiliensis* du Permo-Carbonifère. Il existe aussi des *Psaronius* fossiles en France, dans le bassin de la Loire.

Les *Angioptéridacées* sont constituées par les genres *Angiopteris* qui comprend plus de cent espèces, *Archangiopteris* et *Macroglossum*. Les sporanges sont séparés, contigus, en deux rangées, entourés d'écailles (fausse indusie) et situés à la face inférieure des frondes ; celles-ci sont très grandes, pennées ou bipennées, stipulées. Environ cent espèces connues, de Madagascar à travers l'Asie tropicale jusqu'au Japon et à la Polynésie.

Angiopteris evecta peut être cultivé en serre tempérée chaude. Ses belles feuilles sont bipennées, d'un vert vif, atteignant 3 m de longueur. D'autres espèces voisines sont aussi ornementales : *A. annamensis* et *A. cochinchinensis*. Quant à *A. pruinosa,* de Java, il présente la particularité d'abaisser ses frondes au moment où il va pleuvoir.

Les *Marattiacées* comprennent le genre *Marattia*. Les sores sont fusionnés en synanges situés près de la marge, linéaires ou ovales. Les quelque soixante espèces sont caractérisées par une tige dressée, courte, qui se réduit parfois à sa base renflée. Les frondes, diversement divisées, de pennées à tripennées, forment une large touffe. Les feuilles sont caduques, alors que les stipules sont persistantes. Les Marattiacées habitent les tropiques des deux hémisphères ; elles préfèrent les marécages. On cultive *M. fraxinea,* espèce indigène d'Australie, d'Afrique et d'Asie, dont les feuilles vertes et brillantes atteignent 2 à 5 m de longueur. Parmi les autres espèces, nous citerons encore *M. cicutifolia* du Brésil, à frondes plus petites, vert foncé, longues de 1 à 2 m, ainsi que *M. laxa* du Mexique, à frondes très longues, vert foncé, avec des folioles profondément dentelées ; enfin *M. alata,* propre à l'Amérique tropicale, a des frondes longues de plus de 1 m et tripinnatifides.

La famille des *Danaéacées* comprend le genre *Danaea* auquel sont attribuées une trentaine d'espèces, communes en Amérique tropicale. Les sporanges sont réunis en sores linéaires, qui peuvent arriver à couvrir toute la face inférieure des frondes fertiles ; les frondes sont subdimorphes, simplement pennées, parfois entières, un peu charnues, alors que les rhizomes, obliques ou horizontaux, ont une consistance ligneuse. Ce sont des plantes qui préfèrent les milieux très humides, chauds, ombragés. Leurs exigences écologiques en rendent difficile la culture bien que leur aspect soit très ornemental. On peut citer, par exemple, *D. alata,* à frondes longues de 50 cm environ, et à segments arrondis à la base, ainsi que *D. nodosa,* à feuilles stériles longues de plus de 1 mètre.

Chez les *Kaulfussiacées,* le genre *Kaulfussia* (= *Christensenia*) s'étend de Java en Assam et à Luzon. On a décrit cinq espèces, qui ne sont peut-être que des variétés de la même ; les synanges sont circulaires, distribués sur toute la face inférieure des frondes fertiles. L'espèce principale, *K. aesculifolia* (= *Christensenia aesculifolia*), a des feuilles palmées, à nervures réticulées.

• Osmondidées

Les représentants de cette sous-classe (qui comprend un seul ordre), appelés aussi Protoleptosporangiées, ont une position intermédiaire unique entre les Leptosporangiées et les Eusporangiées.

Des sporanges ressemblant à ceux des Osmondacées actuelles ont été décrits qui dateraient du Carbonifère supérieur et du Permien supérieur. En tout cas, des fossiles attribués aux genres *Osmunda* et *Todea* remontent au Jurassique et sont abondants au Mésozoïque, sauf au Trias. Des douzaines de genres ont été reconnus à l'état fossile. Trois survivent seulement, formant l'ordre des *Osmondales*.

Cet ordre ne comprend que la famille des *Osmondacées*. Ce sont des Fougères terrestres à rhizome massif, dressé, couvert d'un manchon formé par les bases persistantes des pétioles. Les frondes uniformes à dimorphes sont diversement pennées, avec des expansions stipulaires à la base. Les sporanges sont soit marginaux sur des feuilles fertiles réduites, soit à la face inférieure du limbe fertile, lorsqu'il n'est pas réduit, isolés ou groupés, mais sans indusie et ne formant pas de sores nets. Ces sporanges, à une seule rangée de cellules, sont globuleux ou piriformes, très courtement pédonculés, massifs, sans anneau caractérisé; ils se développent tous en même temps et fournissent un assez grand nombre de spores.

Le gamétophyte (ou prothalle) des Osmondacées est pérennant, grand, généralement cordiforme (mais aussi lobé, aplati) et de consistance charnue, épaissi au centre en une sorte de « nervure » sur les deux côtés de laquelle se trouvent les archégones; les anthéridies sont placées sur les bords, et les anthérozoïdes — qui sont nombreux, étant donné que chaque anthéridie en contient une centaine et même plus — sont spiralés et possèdent de nombreux cils.

Les espèces actuelles qui appartiennent à la famille sont groupées en trois genres, à savoir : *Osmunda, Todea* et *Leptopteris*. L'unique espèce qui vit dans nos régions est l'osmonde royale *(Osmunda regalis)*. Le beau port de cette plante et ses dimensions justifient aussi bien son nom générique que son nom spécifique : *Osmunda* rappelle une divinité scandinave; une autre étymologie semble plus improbable, faisant dériver le nom des mots latins *os*, bouche, et *mundare*, purifier, du fait que cette plante servait dans les affections buccales (elle apparaît dans la médecine par les simples dès 1500). Les frondes sont majestueuses, bipennées, normalement hautes de 1 m à 1,50 m, et peuvent même atteindre 1,80 m et plus. Ces frondes, partant d'un gros rhizome, sont glabres et subcoriaces; elles sont supportées par un robuste pétiole et sont pennées, à segments à peu près opposés, entiers ou finement dentelés et plus ou moins obtus. Les frondes fertiles, les plus internes de la touffe, portent à leur sommet des segments pratiquement réduits au seul rachis, complètement couverts par les sores sur toute leur surface. Les parties fertiles ont l'aspect d'une sorte d'inflorescence terminale.

Espèce des bois marécageux, des terrains tourbeux et humides, c'est l'unique représentant de cette classe vivant en Europe. Il en existe plusieurs sous-espèces, reconnaissables soit aux segments plus étroits, soit à la réduction exceptionnelle de leurs dimensions.

Le genre *Osmunda* comprend une douzaine d'espèces répandues dans les régions tempérées et tropicales. Nous citerons notamment *O. cinnamomea* d'Amérique boréale et d'Asie, que les Amérindiens font cuire et mangent, et *O. claytoniana*, d'Asie du Sud-Est et d'Amérique du Nord; ces deux espèces sont cultivées et sont assez rustiques. Par contre, *O. javanica*, des îles de la Sonde, doit être cultivé en serre froide.

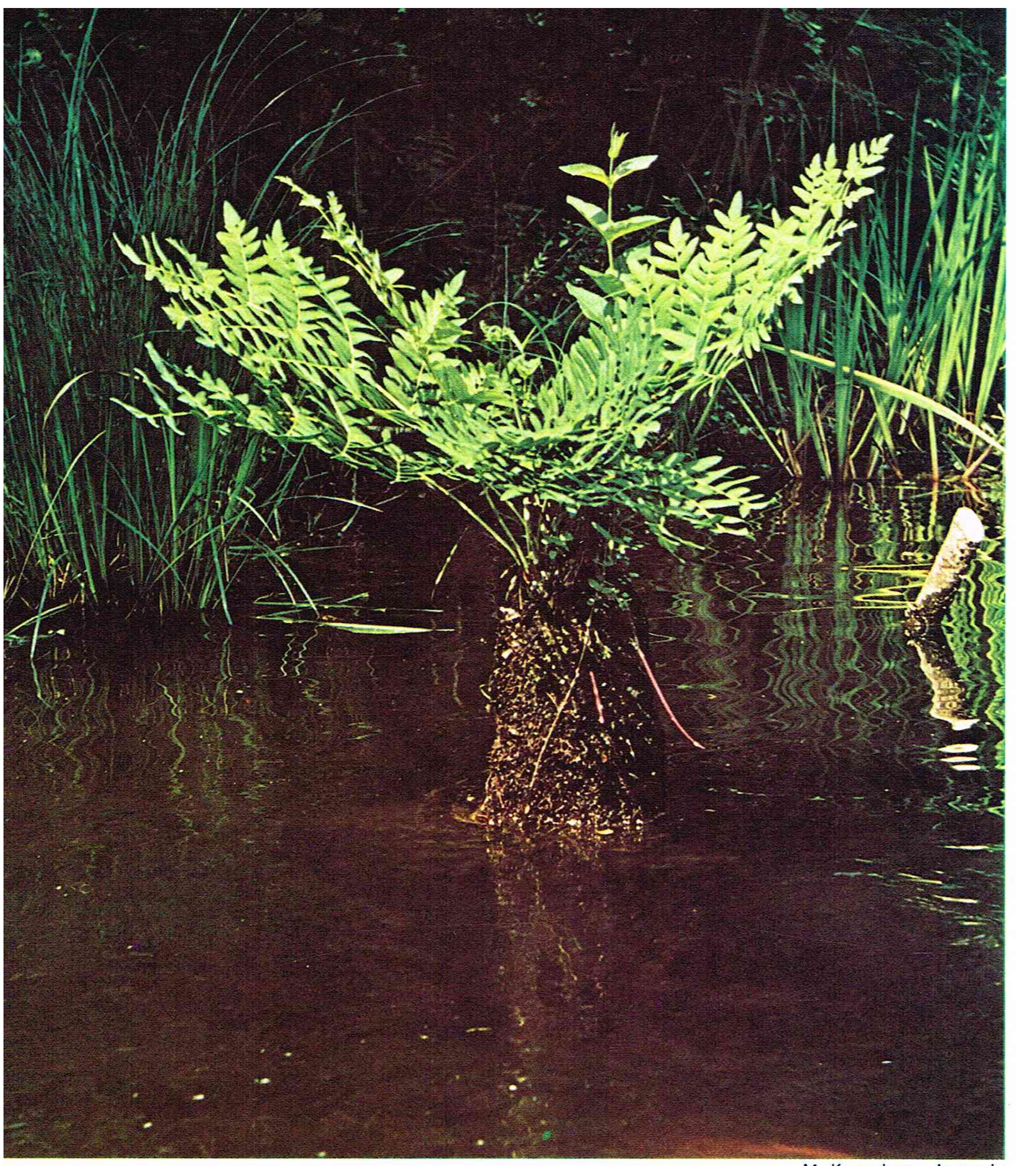
O. regalis était autrefois utilisé comme diurétique et astringent, mais son emploi est abandonné. Son rhizome sert parfois de substratum pour la culture des orchidées.

Les autres genres comprennent peu d'espèces. Les *Todea* vivent en Afrique du Sud, en Nouvelle-Zélande

R. Auvin - Top Réalités



▼ ***La « fougère-aigle » forme souvent d'immenses peuplements denses occupant les défriches forestières, les landes, les pâtures abandonnées, généralement sur sol siliceux.***



M. Keraudren - Aymonin

▲ *L'osmonde royale est un des éléments des aulnaies où elle peut atteindre plus de 2 m. Les frondes sont portées au sommet d'un rhizome dressé, massif, formant une sorte de tronc.*



C. Vacheret - Marguerier

▶ **Cladophlebis**, *genre fossile, représenté au Jurassique par des empreintes de feuilles, appartenant probablement aux Osmondacées.*

et en Australie. L'une des espèces, *T. barbara*, qui est cultivée, a de grandes frondes atteignant 1,50 m de longueur et larges de 30 cm.

Le genre *Leptopteris* comprend une demi-douzaine d'espèces d'Australie, de Nouvelle-Zélande et de Mélanésie. *L. hymenophylloides*, de Nouvelle-Zélande, qui possède des feuilles triangulaires, d'un beau vert, longues de 0,50 m, ainsi que *L. superba*, également de Nouvelle-Zélande, avec des frondes tripennées mesurant jusqu'à 1,20 m et portées par une tige haute d'environ 40 cm, sont cultivés. Les sporanges sont portés par des frondes non différenciées.

Les genres fossiles des Osmondacées sont mal connus. *Thamnopteris* appartient au Permien. *Dactylotheca*, avec l'espèce *D. plumosa*, avait des sporanges isolés, réunis selon une disposition digitée sur la face inférieure des segments foliaires; il date du Carbonifère et du Permien. Après une lacune triasique, les fossiles attribués au genre *Todites* remonteraient au Jurassique : *T. williamsoni* provient du Jurassique de Sardaigne. Les espèces du genre *Cladophlebis* ont été trouvées jusque dans des gisements du Tertiaire. *C. denticulata* est désormais attribué aux *Todites*. Le genre *Osmunda* a des origines très anciennes, et, étant arrivé jusqu'à nous, il témoigne de ce que le groupe des Osmondidées a conservé ses caractères généraux pendant une très longue période, jusqu'à maintenant. Rappelant ce que nous avons dit plus haut, et en particulier au sujet de la position intermédiaire entre les Leptosporangiées et les Eusporangiées, on peut affirmer que cette sous-classe a, dans les Fougères, une situation particulière, faute d'affinités étroites avec les autres groupes.

• Filicidées

Nous en arrivons, avec cette sous-classe, aux Fougères proprement dites, les plus facilement reconnaissables par le profane.

Ce sont des plantes vivaces, rarement annuelles, à axes dressés ou rampants plus ou moins souterrains. Chez les Fougères arborescentes, il existe un véritable tronc. La croissance peut être indéfinie chez certaines espèces qui s'enroulent sur leur support à la façon des lianes. Les frondes, toujours dépourvues de stipules, sont bien développées en pétiole et limbe dans la plupart des cas; elles sont divisées et même subdivisées, et soit pennées, soit palmées, mais rarement entières. Leur nervation est intéressante à plus d'un titre. Les feuilles, toujours enroulées en crosse dans le bourgeon, possèdent des appendices (poils, écailles) qui donnent de bons caractères spécifiques. Certaines feuilles peuvent être adaptées à un certain rôle physiologique et prendre un aspect différent des autres (frondes collectrices d'humus des *Drynaria* ou *Platycerium*). Les espèces arborescentes, toutes tropicales, ont des racines adventives qui les fixent au sol.

Les axes des Filicidées n'ont pas de croissance secondaire ou diamétrale; ils présentent une grande variété dans l'émission des faisceaux se rendant aux frondes. Les éléments conducteurs de la tige forment le cylindre central ou stèle. Ils sont compacts et distincts, soit en anneau, soit en cordon. Il y a de plus, parfois, une vascularisation à l'intérieur de la vascularisation normale.

Les sporanges, qui proviennent d'une seule cellule de l'épiderme, et qui sont donc de type leptosporangié, sont isolés ou réunis en sores de forme variée, fixés soit sur les bords de la fronde, à l'extrémité des nervures, soit le long de ces dernières, à la face inférieure du limbe. Les frondes portant les sporanges peuvent être identiques aux autres — ou bien peuvent en différer.

Le sporange des Filicidées a généralement une forme de massue, avec un pédicelle et une partie renflée contenant les spores; son ouverture se fait grâce à la présence de cellules inégalement épaissies en U, présentant généralement une disposition annulaire. Leur face externe, restée mince, se déprime sous l'influence de la dessiccation et fait éclater le sporange. Les spores naissent par division de leurs cellules mères et, à la première division, le nombre des chromosomes est réduit de moitié.

Le gamétophyte est généralement aplati et cordiforme; le prothalle filamenteux est rare. Sa taille maximale est de quelques centimètres; il est coloré en vert par suite de la présence de chlorophylle; la vie du prothalle est



Photo Hallé



M. Bailleau - Jacana

◀▲ *Les* **Platycerium** *sont des épiphytes qui possèdent deux sortes de frondes : les unes, assimilatrices d'humus, sont papyracées, le plus souvent brunes, en bouclier et appliquées sur le tronc ; les autres, chlorophylliennes, fertiles, sont dressées ou pendantes, divisées dichotomiquement.*

généralement brève, ce dernier est rarement unisexué. A la face inférieure des prothalles foliacés, à l'abri de la lumière, on trouve les organes sexuels et les rhizoïdes.

Les anthéridies sont plus ou moins saillantes, et les anthérozoïdes sont pourvus d'une dizaine de flagelles. Les archégones se trouvent sur la partie la plus épaisse du prothalle, à demi enfoncés, et à col en saillie. L'embryon forme un pied, organe transitoire, qui sert à la nutrition de la jeune plantule, puis apparaissent les ébauches de la tige, des feuilles et de la racine proprement dite. Il y a, chez certaines espèces de Fougères, *apogamie,* c'est-à-dire qu'une nouvelle plantule naît directement à partir du tissu prothallien, sans l'intervention des organes sexuels ; il peut arriver également que le prothalle naisse directement de la feuille, sans formation préalable de spores, c'est-à-dire par *aposporie*. Il existe aussi quelquefois une production de bourgeons *adventifs*.

L'énorme bloc des Filicidées a été diversement scindé par les ptéridologues actuels. Christensen, Copeland, Ching, Holttum et, plus récemment, Pichi-Sermolli ont imposé des limites différentes aux familles dont la description même est parfois difficile. Dans la classification proposée par Pichi-Sermolli, que nous avons suivie ici depuis le début bien qu'elle ne corresponde pas toujours à nos conceptions, cette sous-classe est divisée en quatorze ordres : Schizaeales, Ptéridales, Dicksoniales, Davalliales, Hyménophyllales, Gleichéniales, Cyathéales, Loxsomales, Aspidiales, Blechnales, Matoniales, Polypodiales, Plagiogyriales, Hyménophyllopsidales. On compte environ quatre-vingt-quinze familles.

Schizaeales

Cet ordre date, par ses représentants fossiles, du Carbonifère inférieur. Il s'agit de Fougères terrestres à rhizome rampant ou ascendant, à frondes souvent volubiles. Les sporanges, sans indusie, sont généralement isolés, sessiles ou presque, et ont un anneau apical et une déhiscence verticale. Ils sont localisés parfois sur des pennes spécialisées. On dénombre cinq familles, qui, à l'exception des Schizaeacées, ne sont représentées que par des espèces fossiles.

Les *Senftenbergiacées* sont constituées par les genres *Senftenbergia,* avec plusieurs espèces *(S. ophiodermatica, S. plumosa* et *S. sturi)* d'assez grande taille. Cette famille existait dès le Carbonifère et le Permien. On peut suivre chez ces espèces le développement de l'anneau sporangial qui, mal différencié chez *S. sturi,* est mieux conformé chez *S. ophiodermatica* et chez *S. plumosa*.

Chez les *Klukiacées,* nous citerons le genre *Klukia* (avec l'espèce *K. exilis* du Jurassique) dont les affinités sont évidentes avec la famille précédente. Les sporanges possèdent un anneau assez net.

Les *Tempskyacées* et *Acrostichoptéridacées,* de peu d'importance, comprennent seulement des espèces fossiles, que l'on peut considérer comme un terme de passage vers la famille suivante.

Les *Schizaeacées* renferment actuellement environ cent soixante espèces et quatre genres : *Schizaea, Lygodium, Anemia, Mohria,* des régions intertropicales et tropicales. Elles présentent un développement simultané des sporanges, qui contiennent des spores en nombre assez élevé, et qui sont protégés par la marge foliaire.

Le genre *Schizaea* comprend une trentaine d'espèces, chez lesquelles le prothalle est filamenteux, ramifié, alors que les feuilles rappellent celles des joncs et des Graminées. A la partie apicale des frondes sont situés les sporanges sur deux ou quatre rangées. Leurs exigences écologiques ne sont pas toutes uniformes, et certaines espèces vivent en milieu sec. Plusieurs formes sont cultivées comme plantes ornementales, dont nous citerons : *S. pusilla,* originaire d'Amérique du Nord, qui possède des frondes fertiles, minces, effilées, et longues d'environ 10 cm, alors que les frondes stériles sont plus courtes et contournées ; *S. bifida* qui a des feuilles très raides, junciformes, simples ou fourchues ; *S. dichotoma*



Photo Hallé

▲ *Les* Schizaea, *Fougères terrestres et xérophiles, habitent surtout l'hémisphère Sud. Leur répartition actuelle, à aires très espacées, indique une grande ancienneté. Les frondes sont généralement digitées.*

des Indes occidentales, dont les feuilles sont en forme d'éventail et ont un diamètre d'environ 15 à 20 cm. La répartition géographique des *Schizaea* est très curieuse car ils présentent actuellement des aires très isolées qui dénotent une origine antarctique ancienne.

Les sporanges des *Lygodium*, pourvus d'un court pédicelle, sont bisériés, et sont protégés par un repli de la marge foliaire; ils forment des épis terminaux. Les *Lygodium* ont un port de lianes dû à une croissance continue de la tige, pouvant atteindre 30 m de longueur et formant des buissons. Les organes fructifères se trouvent soit sur des frondes normales, soit sur des pennes spécialisées. On en connaît une quarantaine d'espèces, dont nous citerons : *L. japonicum*, habitant le Japon, la Chine, l'Australie tropicale — dont les feuilles sont lobées, longues et larges de 15 à 20 cm; *L. circinatum*, d'Asie tropicale — dont les frondes sont dichotomes et d'une belle couleur vert brillant; enfin *L. flexuosum*, de Chine, de la Malaisie et des Philippines — dont les feuilles sont pennatifides et ont des lobes auriculés. Toutes ces espèces peuvent être cultivées. Dans certaines régions tropicales, les *Lygodium* sont si nombreux qu'ils peuvent nuire aux cultures; l'entrelacs de leur végétation, favorisé par la longueur des feuilles, rend difficile leur arrachage. Les indigènes fabriquent parfois des chapeaux, des paniers, etc., avec les *Lygodium*.

Le genre *Anemia* contient environ une centaine d'espèces répandues en Asie, en Afrique et en Amérique tropicale. Leurs frondes ont généralement les pennes inférieures fertiles, presque sans parenchyme. La fronde est rarement complètement dimorphe. Parmi les nombreuses espèces pouvant être cultivées pour leur port décoratif, nous citerons : *A. rotundifolia*, du Brésil — dont les frondes ont des lobes arrondis; *A. mandioccana*, également du Brésil — avec des frondes stériles oblongues et pennées, et des frondes fertiles semblables à des épis; *A. tomentosa*, des zones tropicales d'Amérique du Sud — dont les frondes sont pubescentes et coriaces; enfin *A. phyllitidis*, également d'Amérique du Sud tropicale — à frondes stériles imparipennées, avec des segments vert foncé et vert clair dessous, les frondes fertiles étant dressées et velues.

Le genre *Mohria* est caractérisé par le fait que son rhizome et ses frondes sont couverts d'écailles. Ses frondes ne sont pas dimorphes. Les *Mohria* vivent en Afrique du Sud et occidentale et à Madagascar. Nous citerons : *M. caffrorum*, qui a des frondes d'environ 50 cm, larges de 5 à 10 cm, tripennées, à lobes à leur tour profondément divisés. Les indigènes utilisent certaines espèces du genre *Mohria* dans le traitement des brûlures.

On connaît différents fossiles du genre *Anemia*, par exemple *A. fremonti* du Crétacé. Leur port n'était guère différent de celui des espèces d'aujourd'hui.

Ptéridales

Cet ordre rassemble environ mille espèces, distribuées dans toutes les parties du monde, mais surtout dans les régions tropicales et subtropicales. Les Ptéridales ont des rhizomes pourvus de poils dans les genres primitifs, ou recouverts d'écailles. Les frondes, non articulées, sont rarement simples, généralement plusieurs fois pennées; les sores souvent fusionnés, marginaux, allongés, sont protégés par une indusie s'ouvrant vers la marge, ou par la marge réfléchie. Les sporanges peuvent recouvrir la face inférieure du limbe ou être plus ou moins distincts.

La division de cet ordre en familles varie beaucoup suivant les auteurs; dans la classification adoptée ici, il comprend huit familles : Ptéridacées, Négriptéridacées, Sinoptéridacées, Cryptogrammacées, Parkériacées, Gymnogrammacées, Adiantacées et Vittariacées.

Ptéridacées : cette famille est très riche en espèces et comprend deux cent quatre-vingts représentants du genre *Pteris*. Celui-ci est cosmopolite, mais répandu surtout sous les tropiques.

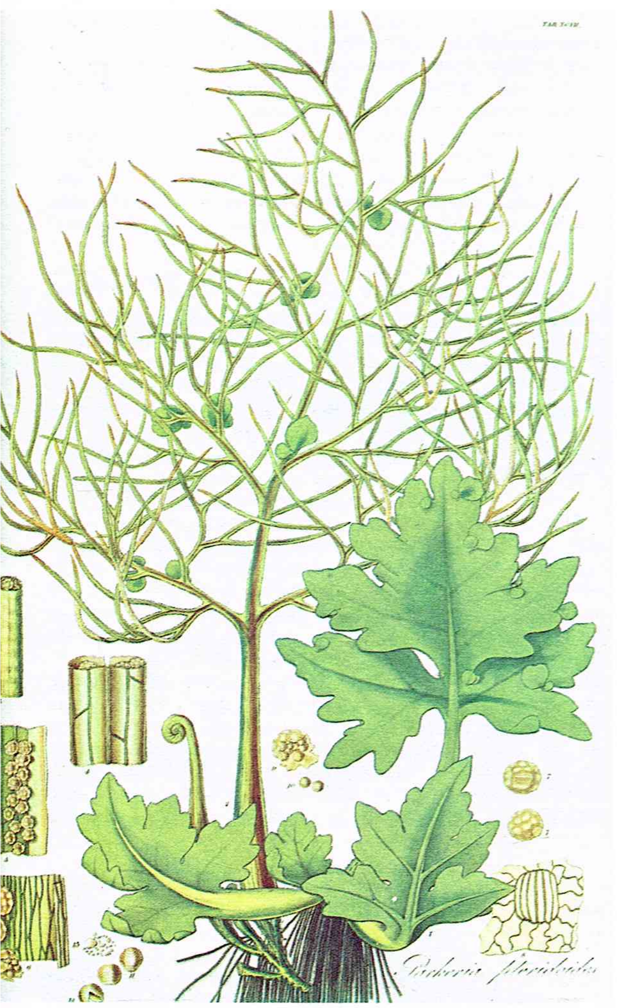
Les frondes des *Pteris* sont plus ou moins pennées, les rhizomes parfois pourvus de poils, ou écailleux; les nervures sont libres ou forment des aréoles. Sores continus le long de la marge réfléchie, scarieuse. Le port des différentes espèces est très varié.

Les espèces naturalisées en France sont au nombre de deux, *Pteris cretica* et *Pteris vittata ;* la première a des feuilles ovales, avec au plus sept paires de folioles, les inférieures étant pour la plupart bipartites ou tripartites, longues de 10 à 20 cm; la seconde de ces espèces, originaire de Chine, a, par contre, dix (ou plus) paires

Page ci-contre, en bas, à gauche : ▶ Parkeria, *d'après Hooker et Greville. Le nom actuel est* Ceratopteris, *genre isolé de Fougères aquatiques à frondes dimorphes, les stériles flottantes, les fertiles dressées, réduites et à sporanges solitaires sur les nervures.*

◄ *Les* Lygodium *forment des fourrés dans la végétation secondaire. Les sporanges prennent naissance seulement dans les parties exposées au soleil. Environ quarante espèces, des régions tropicales et subtropicales.*

Photo Hallé



Droits réservés

de pennes (rarement moins), toutes simples; le limbe est lancéolé, aucun n'est bifide.

Pteris cretica est presque pantropical; c'est une des Fougères les plus fréquemment cultivées; il existe une forme possédant une ligne blanche le long des nervures.

P. multifida (qui rappelle beaucoup *P. cretica*) est souvent cultivé comme plante ornementale; il est parfois subspontané (surtout sur les murs des jardins botaniques). Outre les espèces ci-dessus, on a introduit comme plantes ornementales de nombreuses autres espèces de *Pteris,* parmi lesquelles *P. argyracea,* originaire des Indes orientales et caractérisé par une bande blanc argenté sur chaque segment des frondes, et *P. tremula,* d'Australie et de Nouvelle-Zélande, à feuilles longues de plus de 1 m, divisées trois ou quatre fois et d'un beau vert brillant.

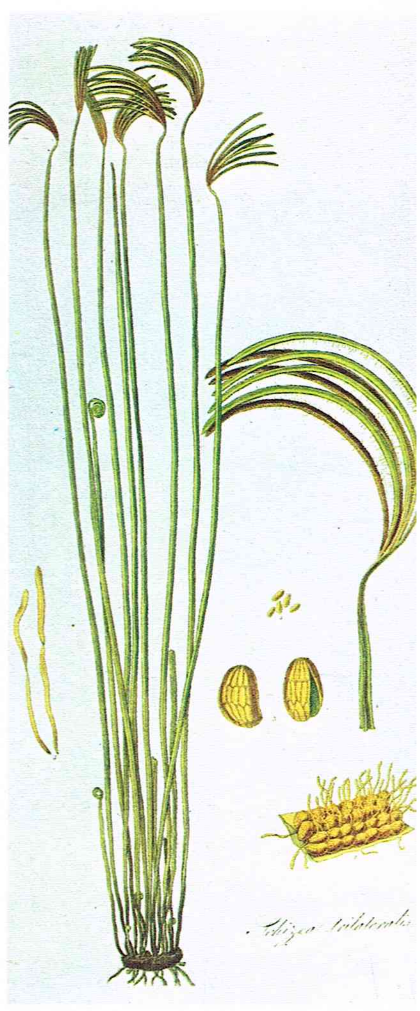
La famille des *Négriptéridacées* comprend peu d'espèces, deux pour le genre *Negripteris : N. schioana,* d'Éthiopie, et une autre espèce du Tibesti. Ce sont des plantes à gros sporanges à peu près sessiles, réunis en sores protégés par le bord du limbe foliaire qui fait fonction d'indusie.

Dans la famille des *Sinoptéridacées,* nous citerons en premier lieu le genre *Notholaena,* maintenant réuni aux *Cheilanthes,* caractérisé par ses sporanges nus, disposés le long du bord des feuilles, de manière continue ou discontinue, et recouverts par la marge elle-même plus ou moins repliée; ces sporanges sont à peu près cachés entre les appendices squamopileux qui couvrent la face inférieure de la feuille.

Il existe environ soixante-dix espèces, xérophiles, à aire disjointe (région méditerranéenne, Afrique du Sud, Amérique). En France, on trouve deux espèces, *N. vellea (Cheilanthes catanensis)* et *N. marantae (Cheilanthes marantae).* Leurs folioles sont planes; chez *N. vellea, la* face supérieure du limbe est couverte d'écailles filiformes, chez *N. marantae* elle est glabre.

Certaines espèces exotiques ont été introduites à titre de plantes ornementales. Tels sont *N. distans,* d'Australie, à frondes longues de 15 à 20 cm, bipennées, avec des folioles à segments oblongs dont la face inférieure est écailleuse. *N. sulphurea,* originaire de Californie et du Chili, qui possède des frondes larges et longues de 5 à 8 cm, pennées, avec des segments en partie simples

▼ Schizaea trilateralis, *d'après Hooker et Greville (il s'agit de* S. pennula, *plante d'Amérique tropicale).*



Droits réservés



M. Keraudren - Aymonin

▲ **Cheilanthes fragrans** *et* **Cheilanthes catanensis.** *Les* **Cheilanthes** *habitent les biotopes chauds et secs. Ils comptent parmi les plus xérophiles des Ptéridophytes. Ici, dans un site exceptionnel du bassin méditerranéen, les deux espèces habitent ensemble.* (**C. fragrans** *à petites frondes, à droite et à gauche,* **C. catanensis** *au centre, à petites frondes velues.*)

et en partie divisés, à face inférieure recouverte d'une sorte de poussière blanche ou jaune. *N. trichomanoides,* originaire des Indes occidentales et du Mexique, a des frondes longues de 15 à 30 cm, larges de 2 à 4 cm, pennées, vert foncé dessus, blanches dessous, et avec des poils laineux et ferrugineux.

Le genre *Cheilanthes* au sens strict comprend environ cent cinquante espèces xérophiles cosmopolites mais répandues spécialement en Afrique australe et en Amérique tropicale. Une espèce en France, *C. fragrans.* Les sores sont protégés par le bord du limbe; la face inférieure de celui-ci est glabre et dégage une odeur de coumarine. Il pousse sur les rochers siliceux secs du Midi, dans le sud de l'Europe, en Afrique du Nord et en Asie occidentale.

Plusieurs espèces, généralement caractérisées par des folioles arrondies, peuvent être cultivées pour l'ornementation. Ainsi, *C. hirta,* originaire des endroits secs d'Afrique australe, a des frondes assez larges, vert brillant dessus et brunâtres dessous; *C. farinosa,* de Chine, du Japon et de l'Amérique tropicale, est l'une des plus élégantes avec ses folioles délicatement pruineuses à la face inférieure. Ces deux espèces sont xérophiles.

Le genre *Pellaea* est répandu dans les pays tropicaux, avec environ quatre-vingts espèces, la plupart d'Afrique du Sud et d'Amérique du Sud. Il comprend des Fougères à rachis généralement de couleur foncée, brillant, à fronde pennée, coriace, à sores formant une ligne continue au bord des feuilles, qui les recouvre. En général, ce sont des plantes de faible taille, qui sont facilement cultivables en serre, y servant à cacher les rochers. Parmi celles qui se prêtent le mieux à cet usage ornemental, nous citerons : *P. atropurpurea,* d'Amérique du Nord, qui possède des feuilles longues de 20 à 30 cm et des pétioles à duvet brun; *P. rotundifolia,* originaire de Nouvelle-Zélande, avec des frondes de 15 à 30 cm, larges de 2 à 4 cm, pennées, à folioles de forme oblongue à arrondie. *P. cordata,* du Pérou et du Mexique, a des segments oblongs ou ovales, et des pétioles d'une belle couleur jaune paille; nous citerons enfin *P. calomelanos,* qui possède des frondes longues de 10 à 20 cm, avec des folioles qui rappellent quelque peu les feuilles du lierre : c'est une espèce africaine qui vit aussi sur les roches siliceuses du nord de l'Espagne.

La famille des *Cryptogrammacées* comprend le genre *Cryptogramma ;* une espèce, en France, *C. crispa* (= *Allosorus crispus*), pourvue de frondes dimorphes, a deux à quatre pennes longuement pétiolées, dont les plus courtes sont les stériles; les frondes fertiles ont des sores submarginaux, linéaires, cachés sous le bord replié du limbe. Elle habite les rochers des montagnes siliceuses et forme parfois des peuplements denses. Une autre espèce européenne est *C. stelleri,* de l'Oural, qui existe aussi dans le nord et le centre de l'Asie et en Amérique. De nombreux *Cryptogramma* se prêtent très bien à l'ornementation : nous citerons par exemple *C. acrostichoides,* originaire de l'Oregon, de petite taille, avec des frondes très élégamment découpées.

La famille des *Parkériacées* comprend le seul genre *Ceratopteris,* intertropical, sans affinités bien nettes avec d'autres Fougères. Les espèces qui lui sont attribuées sont annuelles, aquatiques, flottantes ou subaquatiques, à frondes dimorphes, les fertiles dressées, divisées plusieurs fois en segments étroits, alors que les frondes stériles, plus ou moins nageantes, sont larges et lobées. Les sporanges sessiles, sériés le long des nervures, sont abondants jusqu'à recouvrir complètement la face inférieure du limbe, dont la marge les protège. L'anneau est vertical, et le nombre de spores est assez peu élevé. Souvent la reproduction se fait par des bourgeons adventifs qui se forment au bord des feuilles. Parmi les espèces, nous citerons *C. pteridoides,* d'Afrique du Sud, qui, dans sa région d'origine, est consommé comme salade; d'autres espèces peuvent être cultivées à des fins ornementales, comme *C. thalictroides* des tropiques, haut de 30 à 40 cm, avec des frondes charnues et gemmifères.

Chez les *Gymnogrammacées, Anogramma leptophylla (Gymnogramma leptophylla)* est la seule espèce française, mais on la trouve également en Afrique australe, en Inde, en Australie, en Nouvelle-Zélande méridionale et dans le reste de l'Europe; c'est une Fougère annuelle, à prothalle pérennant. Elle se présente comme une petite plante à port délicat, avec des frondes qui mesurent 15 cm environ ou, au maximum, 20 cm. Les frondes sont de deux sortes, minces et membraneuses, 2-3 pennées : les externes, généralement stériles, ont un pétiole court et un contour ovale, alors que les folioles sont cunéiformes; les frondes fertiles ont un pétiole relativement plus long et un limbe plus allongé. Les sporanges sont disposés le long des nervures des folioles et finissent par recouvrir toute la face inférieure de celles-ci à maturité.

Les *Adiantacées* sont surtout représentées par le genre *Adiantum* qui comprend plus de deux cents espèces largement répandues, mais plutôt en Amérique du Sud : une seule l'étant dans le sud et l'ouest de l'Europe, *A. capillus Veneris* ou capillaire de Montpellier. Les *Adiantum* sont des Fougères terrestres, à pétiole et rachis noir brillant, à frondes 1-5 pennées, ou pédalées;

les segments ultimes sont trapéziformes ou cunéiformes, plus ou moins herbacés, souvent articulés, à nervures libres, rarement aréolées. Les pennes fertiles, semblables aux stériles, portent les sporanges groupés en une sorte de « sore » près de la marge, le long de l'extrémité des nervures (et parfois aussi entre elles), à la face interne et réfléchie du limbe qui sert d'indusie.

Le capillaire de Montpellier est bien connu de tous, car il peuple les stations rupestres humides, et les parois intérieures des puits et des grottes; il a d'élégantes frondes, supportées par des pétioles d'un beau noir brillant. Cette espèce est répandue non seulement en Europe, mais aussi en Afrique, en Asie et en Amérique.

Beaucoup d'*Adiantum* peuvent être cultivés dans un dessein ornemental. Nous citerons parmi eux : *A. gracillimum,* d'Amérique tropicale, à feuilles très divisées, vert olive à jaune clair; *A. lunulatum,* originaire d'Afrique tropicale, de Madagascar, de la région de l'Himalaya, de Chine et d'Australie, dont les frondes sont longues, retombantes, et pourvues de bourgeons sommitaux qui donnent naissance à une nouvelle plante dès qu'ils atteignent le sol. *A. pedatum,* du Canada et des pays asiatiques, est une espèce rustique à frondes atteignant quelque 0,50 m. *A. cuneatum,* d'Amérique tropicale, ressemble au capillaire de Montpellier, mais est de plus petite taille, avec des feuilles juvéniles rosées. D'autres espèces voisines sont *A. rubellum,* vivant en Bolivie, qui a un port majestueux avec des frondes d'un beau vert, très légères et nombreuses, ainsi qu'*A. farleyense,* des Antilles.

Adiantum pedatum (capillaire du Canada) et *Adiantum capillus Veneris* ont des propriétés médicinales : ils sont utilisés comme expectorants dans les affections catharrales des enfants.

Dans la famille des *Vittariacées,* les sores sont superficiels ou enfoncés et situés le long des nervures, souvent plus ou moins parallèles à la nervure médiane; l'indusie manque souvent. La fronde est presque toujours simple, non articulée. Famille très homogène dont le genre principal est constitué par les *Vittaria,* qui comprennent des espèces à feuilles rappelant celles des Graminées. Il en existe environ quatre-vingts espèces. *V. lineata,* subtropical, possède des frondes longues de 30 à 50 cm, larges d'environ 2 mm, à bords très repliés.

Certains *Vittaria* sont cultivés : nous citerons *V. lineata* et *V. angustifolia,* originaire de Cuba et du Brésil, à feuilles un peu plus larges, ainsi que *V. scolopendrina,* dont les feuilles possèdent une nervure médiane noirâtre.

Dicksoniales

Tel qu'il est compris dans la classification de Pichi-Sermolli, cet ordre, un peu hétéroclite, réunit trois familles : les Dicksoniacées, les Dennstaedtiacées, les Lindsaeacées, que d'autres auteurs séparent généralement. On a trouvé des fossiles de plantes de cet ordre au Jurassique, fossiles qui ont été classés dans les genres *Eboracia,* voisin des *Dicksonia,* et *Coniopteris,* voisin des *Thyrsopteris* actuels.

La famille des *Dicksoniacées* comprend une bonne proportion de Fougères arborescentes qui ressemblent à première vue à des palmiers. Leurs troncs sont couverts de longs poils et se terminent par une grande touffe de feuilles. Les frondes en couronne, de dimensions importantes, sont divisées. Les sores, terminaux, marginaux, sont protégés par une indusie bivalve. Le sporange possède un anneau oblique. Cette famille est surtout tropicale, avec une trentaine d'espèces. Le genre *Cibotium* compte une douzaine d'espèces, toutes tropicales; les *Cibotium* possèdent de grandes frondes pluripennées et retombantes, formant un gros plumeau à la cime du tronc, qui est couvert de longs poils, employés comme hémostatique.

De nombreuses espèces sont cultivées dans un dessein ornemental; nous citerons *C. barometz,* originaire d'Asie tropicale, de la Chine méridionale et de Formose, dont les frondes atteignant 2,50 m sont très divisées; *C. schiedei,* du Mexique, très gracieux, dont la hauteur est de 3 à 4 m et dont les frondes sont semblables, presque triangulaires et longues d'environ 3 m, larges de 1 m, avec des pétioles densément couverts de poils roussâtres. *C. regale* vient aussi du Mexique; on



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ **Dicksonia,** *genre de Fougères arborescentes voisin de* **Cyathea,** *portant des poils et non des écailles, à sores protégés par une indusie bilabiée en forme de coupe.* ▼ **Adiantum capillus Veneris** *ou « capillaire de Montpellier », à pétiole noir, brillant et lisse, vit dans les grottes humides et sur les tufs.*

C. et M.C. Nuridsany - Atlas Photo

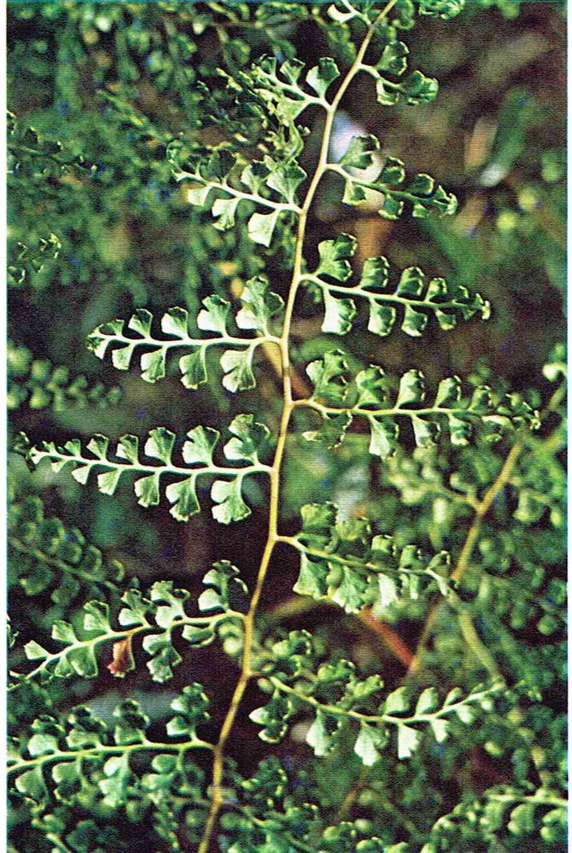


G. Aymonin

▲ *Lande à* Pteridium aquilinum.

▶ **Sphenomeris melleri,** *espèce de la forêt ombrophile de Madagascar, à fronde finement découpée, à sores marginaux et terminaux sur les nervures.*

Page ci-contre :
▶ **Lonchitis de Madagascar,** *espèce de grandes dimensions, atteignant 2 à 6 m, à croissance indéfinie et formant des fourrés.*



M. Keraudren - Aymonin

le considère comme une variété de l'espèce précédente, ses frondes sont très longues, ont des folioles quelque peu acuminées. *C. glaucum,* à frondes tripennatiséquées, est originaire des îles Hawaï.

Le genre *Dicksonia* a des frondes partiellement dimorphes. *D. antartica,* d'Australie, de Tasmanie et de Nouvelle-Zélande, qui possède un tronc pouvant atteindre une hauteur de 15 m et plus, couvert de fibres noirâtres à pointe verte, est cultivé; les frondes d'une longueur de 2 m sont divisées trois fois. *D. arborescens,* de l'île de Sainte-Hélène, a des frondes de consistance coriace et de couleur vert brillant.

Cette famille renferme également le genre *Culcita,* placé parfois dans les Dennstaedtiacées, avec *C. macrocarpa,* unique représentant de l'ordre des Dicksoniales vivant en Europe. Ses frondes mesurent de 30 à 90 cm, sont triangulaires, aussi larges que longues, à folioles obtuses ou légèrement acuminées et à indusie ciliée. On le trouve en Europe, dans le nord du Portugal, dans le sud de l'Espagne, à Madère et à Ténériffe.

Les *Dennstaedtiacées.* Les limites de cette famille varient grandement suivant les auteurs. Il est difficile d'en donner une définition précise. Ce sont des Fougères rhizomateuses, bien développées mais herbacées. Certains auteurs classent dans cette famille les dix espèces (environ) du genre *Culcita* dont nous avons parlé plus haut. On doit aussi considérer comme provisoire le classement dans cette famille du genre *Pteridium,* que l'on peut rapprocher des *Pteris,* avec la fameuse fougère-aigle, *P. aquilinum,* bien connue dans nos régions; cette espèce cosmopolite forme des peuplements denses dans les formations secondaires. Son rhizome est largement rampant, elle peut atteindre 2 m et plus de hauteur, son contour est triangulaire-deltoïde, son limbe est divisé deux à trois fois. Les pétioles ne portent pas d'écailles. Lorsqu'on coupe le pétiole, la section obtenue représente un dessin qui rappelle un aigle à deux têtes, d'où le nom d'espèce *aquilinum.* Les

sores situés à la face inférieure des lobes et sur leur bord sont couverts par celui-ci qui est replié et par l'indusie blanche, membraneuse et ciliée. Ses frondes desséchées servent à faire des litières pour le bétail, et les rhizomes sont occasionnellement utilisés pour falsifier ceux de la fougère-mâle, dont ils n'ont pas du tout les propriétés. Dans certains pays, les frondes jeunes, encore en crosse, servent de nourriture. A part ces deux genres, les Dennstaedtiacées, groupe indubitablement primitif, comprennent surtout des Fougères des régions intertropicales. Ce sont des plantes à rhizome couvert de poils ou d'écailles, à sores généralement marginaux protégés par une indusie le plus souvent double, rarement simple *(Hypolepis)*.

Dans la famille des *Lindsaeacées,* le genre le plus important, le genre *Lindsaea,* intertropical ou tropical, comprend plus de cent cinquante espèces. Le rhizome est couvert de très étroites écailles, presque semblables à des poils; les frondes, habituellement pennées, de taille moyenne, sont caractérisées par leurs pinnules trapéziformes ou semi-lunaires. Les sores, souvent réunis en cœnosores, se trouvent sur une commissure unissant les nervures près de la marge foliaire, qui les recouvre comme une indusie; l'indusie interne est fixée à la base seulement. Les espèces de ce genre sont assez décoratives, mais ne sont pas faciles à cultiver. Nous citerons *L. scandens,* de Malaisie, à tige rampante, et *L. falcata,* de Guyane, à frondes longues de 30 à 45 cm et larges de 5 à 10 cm, à folioles lancéolées, falciformes, les supérieures étant larges et auriculées à la base, et les inférieures étant courtes et obtuses. *L. stricta,* de Trinidad et de Tobago, l'une des plus grandes espèces, possède des frondes un peu plus longues, pennées, bi- ou tripennées, à folioles recourbées et vert brillant.

Davalliales

Les Fougères de cet ordre sont presque toutes des épiphytes des régions tropicales, intertropicales ou tempérées chaudes. Elles ont des rhizomes pourvus d'écailles larges et peltées. Les frondes sont généralement articulées au rhizome; le limbe, penné à plusieurs fois penné, a des nervures libres. Les sores non fusionnés sont généralement terminaux sur les nervures, rarement dorsaux *(Oleandra)*. L'indusie est en cornet ou squamiforme. Les spores ne possèdent pas de périspore. L'ordre comprend quelque deux cent cinquante espèces, réunies en dix ou douze genres, qui font à leur tour partie de deux familles : *Davalliacées, Oléandracées*.

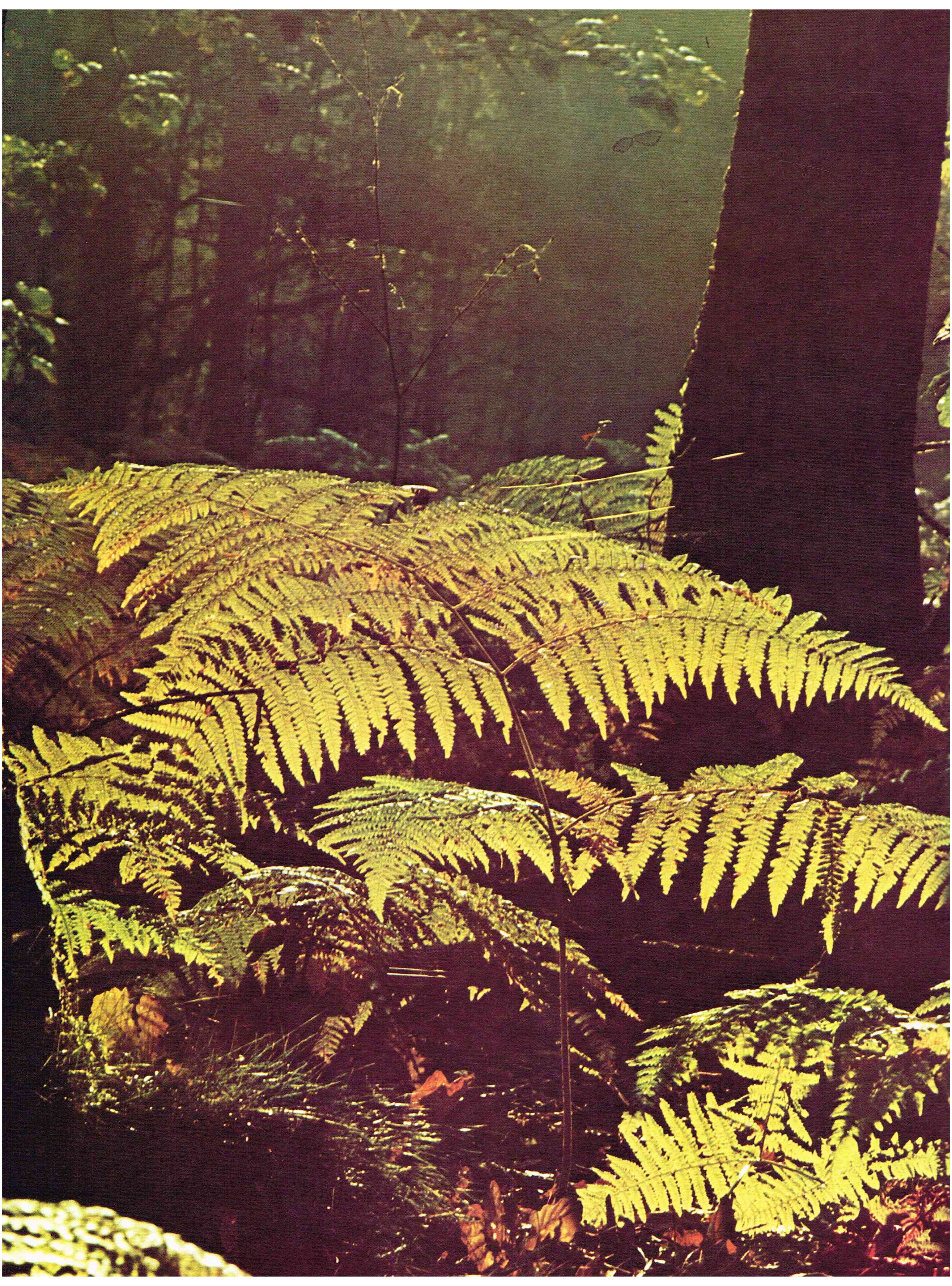
Chez les *Davalliacées,* le genre *Davallia* est constitué par une quarantaine d'espèces, surtout d'Asie et d'Océanie; une seule est européenne, *D. canariensis,* qui habite l'ouest de la péninsule Ibérique, les îles Canaries, Madère, les îles du Cap-Vert et le littoral de l'Afrique du Nord; elle vit sur les rochers, mais se comporte aussi en épiphyte sur différents arbres. Ses frondes sont triangulaires-ovales, glabres, coriaces, bipennées ou tripennées, longues de quelque 50 cm; les sores terminaux sont protégés par une indusie cupuliforme, fixée par la base et les côtés; les sporanges sont portés par de longs pédicelles. Cette espèce est souvent cultivée, ainsi que diverses autres du genre *Davallia*. Nous citerons par exemple, parmi les plus belles, à feuilles profondément divisées, *D. divaricata,* originaire d'Asie tropicale, dont les frondes sont longues de plus de 1 m, tripennatifides, de couleur pourprée à l'état jeune, puis vert brillant à l'âge adulte; *D. bullata,* du Japon, de Chine et d'Asie tropicale en général, ressemble quelque peu à *D. canariensis* avec des frondes quadripennées, longues de 30 cm, à longs rhizomes.

Quant au genre *Humata,* il regroupe une cinquantaine d'espèces, communes en Malaisie et en Polynésie, mais s'étendant du Japon à l'Himalaya et à Madagascar. Les frondes, très coriaces, sont parfois dimorphes, les sores sont arrondis ou réniformes, fixés par la base seulement. Ce sont généralement de petites plantes épiphytes, dont certaines ont été introduites à des fins ornementales. Parmi elles, *H. heterophylla* — originaire de Malaisie — a des frondes stériles simples et oblongues, et des frondes fertiles étroites et pennatifides. *H. repens* — d'Asie tropicale et d'Australie — a des frondes vert sombre.

Le genre *Nephrolepis,* surtout tropical, sans doute un des plus anciens de ce groupe, est caractérisé par ses



M. Keraudren - Aymonin



pennes articulées, dimidiées, à nervures libres. Le rhizome est dressé ou longuement rampant, aphylle, ramifié. Les sores sont arrondis ou allongés.

Le genre *Nephrolepis* est constitué par une trentaine d'espèces, parmi lesquelles nous citerons : *N. cordifolia* du Japon et de Nouvelle-Zélande, qui a des stolons allongés, portant çà et là des tubercules (seule espèce), et des frondes longues au plus de 60 cm, larges de 4 à 5 cm, à folioles rapprochées ou même imbriquées; cette espèce est souvent, sinon toujours, épiphyte. Quant à *N. exaltata*, la plus commune des Fougères de serres, probablement originaire d'Amérique tropicale, ses frondes sont longues de 30 à 60 cm, larges de 8 à 15 cm, avec des folioles assez rapprochées, atténuées au sommet, et plus ou moins dentelées. Ces espèces sont parmi les plus souvent cultivées. Il existe une centaine de « cultivars » des *N. exaltata*.

Les *Oléandracées* doivent leur nom au genre *Oleandra*, riche d'environ trente-cinq espèces tropicales. Ce sont souvent des plantes épiphytes; elles ont des frondes simples, entières, à nervures libres, articulées au rhizome (rampant ou dressé) qui se termine par un bourgeon. Les sores sont situés à la face inférieure des frondes fertiles, ils sont superficiels, arrondis, situés souvent près de la nervure médiane, à indusie réniforme. On a introduit dans nos pays plusieurs espèces ornementales, par exemple : *O. articulata*, originaire des Antilles, du Guatemala et des Guyanes, dont les frondes sont longues de 15 à 30 cm, larges de 4 à 5 cm, lancéolées-linéaires, entières et vert brillant; *O. neriiformis*, originaire de Malaisie et de Polynésie, dont les frondes ressemblent à celles du laurier-rose. Certaines espèces possèdent des racines aériennes.

Hyménophyllales

Ce groupe bien défini est adopté par tous les botanistes; la délimitation des genres est, en revanche, très discutée. C'est un groupe spécialisé, isolé depuis des temps reculés. On lui attribue des fossiles (genre *Hymenophyllites*), mais sans certitude. Les espèces vivantes de ces Fougères ont généralement une petite taille et une structure délicate; elles sont presque toujours épiphytes et prospèrent dans les lieux humides. Elles sont surtout répandues dans les pays tropicaux; seules quelques espèces peuvent vivre en des endroits plus secs. Les frondes, uniformes, rarement dimorphes, sont formées d'une seule rangée de cellules et sont dépourvues de stomates. Elles sont de petite taille, extrêmement fines, tantôt entières, tantôt divisées, et même finement subdivisées, jusqu'à se réduire à la nervure médiane. Les rhizomes, longuement rampants ou dressés, ne possèdent pas d'écailles. Aux extrémités des nervures se trouvent les réceptacles filiformes portant les sporanges pourvus d'une indusie campanulée ou cylindrique ou bilobée. Les sporanges, sessiles, ont un anneau complet et oblique; les spores sont dépourvues de périspore. La forme des prothalles est filamenteuse, ressemblant à une Algue verte. Certaines espèces peuvent se dessécher en l'absence d'humidité, puis reprendre vie au retour des pluies comme cela a lieu chez les Mousses.

L'ordre comprend environ sept cents espèces, dont la plupart habitent l'hémisphère austral et sont réunies dans l'unique famille des *Hyménophyllacées*.

L'ancien genre *Hymenophyllum*, qui est maintenant divisé en plusieurs autres, compte environ trois cents espèces, la plupart tropicales; en France, on en a recensé deux, dont *H. tunbridgense*, espèce des rochers siliceux et des localités humides et ombragées de l'Ouest; on la retrouve en Afrique méridionale, en Amérique, en Australie, en Nouvelle-Zélande. C'est une Fougère petite, grêle, avec des frondes de 3 à 7 cm (et plus rarement une dizaine de centimètres), à pétiole brunâtre, légèrement ailé à la partie supérieure, et à limbe de contour ovale ou ovale-lancéolé, vert bleuâtre, divisé deux fois, avec des divisions principales qui présentent des lobes allongés et dentés. Une autre espèce, qui vit en Afrique du Sud, aux Açores, au Chili, en Tasmanie et même en Europe nord-orientale, *H. wilsoni* (= *H. unilaterale* ou *H. peltatum*), ressemble fort à la précédente, mais ses frondes sont beaucoup plus rigides et vert olive.

Plusieurs espèces du genre *Hymenophyllum* peuvent être cultivées, par exemple *H. demissum*, de Nouvelle-Zélande, dont les frondes tripennatifides ou quadripennatifides, à contour ovale-triangulaire, sont de couleur vert vif, à l'état jeune, pour devenir ensuite foncées; *H. hirsutum*, des Indes occidentales, de petite taille, a des frondes linéaires-oblongues, pennatifides, délicates, et souvent retombantes. Nous citerons enfin, parmi de nombreuses autres espèces, *H. cruentum*, du Chili, à feuilles entières à peu près triangulaires, pourvues de belles nervures.

Le genre *Trichomanes*, qui comprend quelque trois cent cinquante espèces, présente des frondes translucides, souvent pluripennées, à sores situés à l'extrémité des nervures; l'indusie est infundibuliforme, non bilobée, le réceptacle exsert. Parfois, les frondes fertiles diffèrent des frondes stériles. Le genre *Trichomanes* comprend des espèces au port assez varié réparties dans les régions tropicales ou subtropicales.

T. speciosum (= *T. radicans*) est l'unique espèce européenne; elle est généralement rare et localisée près des cascades ou à l'entrée de cavernes, depuis les Açores jusqu'à l'Irlande, l'Espagne, les Pyrénées atlantiques en France, et le Portugal. Ses frondes, vert foncé, longues de 20 à 40 cm à peu près, sont tripennatiséquées ou quadripennatiséquées, et ses sporanges ont une forme cylindrique. *T. capillaceum*, originaire de l'ouest des



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Fragment de fronde de* Davallia, *finement découpée.*

Page ci-contre : ◀ *Fronde de* Pteridium aquilinum. *Le rhizome est rampant, les frondes espacées, à pennes inférieures opposées, pétiolées, portant un tomentum rougeâtre; sous les tropiques, le* Pteridium *peut former de véritables fourrés résistant aux feux.*

▼ *Les* Nephrolepis *sont souvent cultivés comme plantes ornementales. Ils possèdent des frondes pennées et des sores situés le long de la marge. Il existe une trentaine d'espèces tropicales.*

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Claude Rives - Cedri

M. Keraudren - Aymonin



▲ **Hymenophyllum tunbridgense,** ***espèce européenne vivant parmi les Mousses et sur les rochers humides. Un artifice a permis ici de montrer, en milieu naturel, ces frondes très fines, presque transparentes. Les Hyménophyllacées sont surtout tropicales, formant des taches sur les troncs des arbres exotiques et dans les lieux à atmosphère saturée d'humidité.***

▼ **Gleichenia (Dicranopteris) linearis,** ***extrémité de la fronde montrant le type de division caractéristique de cette famille. Cette espèce est très commune sous les tropiques, dans les formations héliophiles.***



M. Keraudren - Aymonin

Indes, a des frondes divisées à l'extrême, laciniées et filiformes. *T. spicatum,* de l'Amérique tropicale, a des frondes stériles pennées et des frondes fertiles très réduites. *T. reniforme,* de Nouvelle-Zélande, a (comme son nom spécifique l'indique) des frondes réniformes ou à peu près rondes, portées par un long pétiole. Le prothalle du genre *Trichomanes* est filamenteux, ce caractère le distinguant de celui des *Hymenophyllum,* qui est aplati.

Cardiomanes et *Serpyllopsis* sont des genres monospécifiques, le premier habitant la Nouvelle-Zélande, et le second l'Amérique du Sud.

Gleichéniales

Les Fougères qui appartiennent à cet ordre sont terrestres, répandues dans les stations sèches des régions tropicales et intertropicales, où elles peuvent former des peuplements denses, buissonnants, enchevêtrés. Elles ont généralement des rhizomes rampants, superficiels, pourvus d'écailles ou de poils allongés. Les frondes, à croissance indéfinie, présentent parfois une division apparemment dichotomique, due à l'avortement végétatif de l'axe qui porte les pennes et qui se termine par un bourgeon dormant, couvert de poils ou d'écailles, bourgeon situé au-dessus de l'insertion de la première paire de pennes : chaque branche est pennée, ou plusieurs fois divisée, à nervures libres. Les sores sessiles, situés en une rangée des deux côtés de la nervure médiane, contiennent peu de sporanges; ils sont dépourvus d'indusie; tous ceux d'une même fronde se développent simultanément. L'anneau est transversal, oblique ou vertical. Les spores sont généralement tétraédriques (pas toujours), très nombreuses et dépourvues de périspore. Il peut y en avoir de différentes tailles sur la même plante, mais il ne s'agit pas d'une hétérosporie proprement dite. Le prothalle est aplati, avec une nervure médiane et des proliférations marginales pouvant évoluer elles aussi en prothalles.

L'ordre, qui existait déjà au Carbonifère supérieur, a gardé des caractères archaïques; le développement simultané des sporanges, le manque d'indusie, le nombre élevé de spores, le prothalle à nervure médiane sont des caractères primitifs.

Le genre *Oligocarpia* (ex. : *O. mixta*) date du Carbonifère, le genre *Gleichenites* du Trias.

G. rostafinskii et *G. fremonti* étaient des espèces très répandues jusqu'au Grand Nord, d'où elles furent obligées d'émigrer sous de plus basses latitudes, à la suite des modifications du climat.

Cet ordre comprend deux familles : les *Oligocarpiacées* exclusivement fossiles (Carbonifère supérieur); les *Gleichéniacées,* une famille naturelle comprenant environ cent trente espèces, communes dans les régions tropicales et australes. Le genre principal est le genre *Gleichenia.* Parmi les espèces cultivées de ce genre, nous rappellerons *Gleichenia dicarpa,* originaire de Tasmanie, dont les frondes sont pennatifides, parfois avec des folioles très longues et fines. *G. circinata,* d'Australie, dont il existe une belle variété, la face inférieure des feuilles étant très claire, et la face supérieure, vert foncé. Chez *G. linearis,* d'Asie tropicale, les frondes sont divisées plusieurs fois dichotomiquement, et chez *G. flabellata,* d'Australie, les frondes sont flabellées en forme d'éventail, les folioles étant linéaires et très étroites. La plus récente classification, celle d'Holttum, adopte trois genres : *Stromatopteris, Gleichenia, Dicranopteris.*

Les *Platyzoma* sont représentés par l'unique espèce *P. microphylla,* d'Australie et de Nouvelle-Zélande.

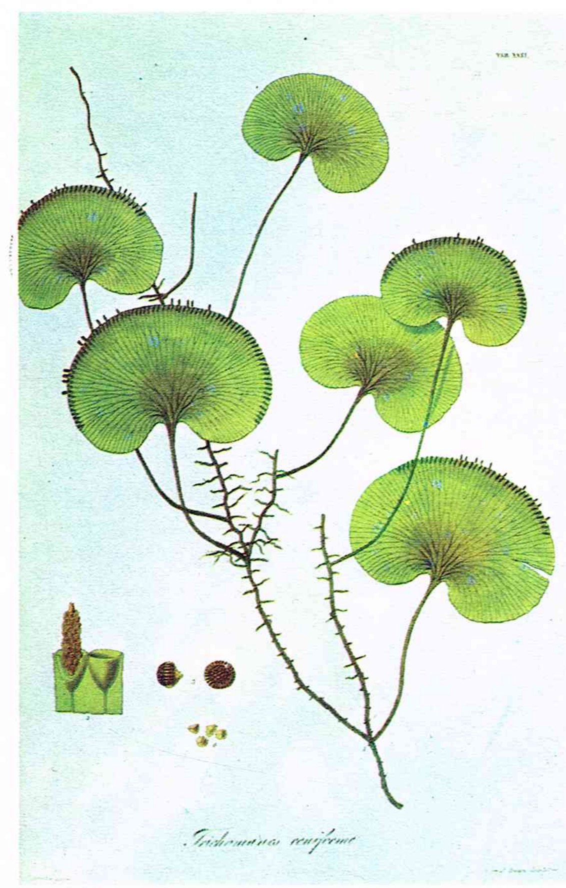
Le genre *Stromatopteris* est également monospécifique et habite la Nouvelle-Calédonie.

Cyathéales

Les Cyathéales sont pour la plupart des espèces arborescentes ou de grandes plantes cespiteuses presque uniquement intertropicales et tropicales, la plupart assez localisées, mais pouvant constituer des peuplements purs, denses surtout dans les montagnes, et le long des cours d'eau. Les paysages végétaux riches en Cyathéacées étaient jadis très répandus, on en a aujourd'hui encore quelques exemples, dans les forêts du Brésil et de Ceylan en particulier. Les formes arborescentes ont un

Photo Hallé

▲ *Cyathéacées, à Java.*



Droits réservés

◀ *Gravure de Hooker représentant une forme assez inhabituelle de* **Trichomanes : T. reniforme,** *espèce de Nouvelle-Zélande.*

tronc pourvu d'écailles ou de poils, qui peut atteindre une hauteur de plus de 5 à 15 m, couvert à la base de racines adventives. Leur partie terminale porte une touffe de feuilles très larges, atteignant parfois une longueur de plusieurs mètres, pennées ou pluripennées. Elles peuvent être dimorphes, et elles possèdent de plus quelquefois, à la base du pétiole ou du limbe, des « aphlébies » qui ont l'aspect de frondes plus ou moins avortées, chlorophylliennes ou non. Les sores, superficiels et dorsaux, sont situés plus ou moins près de la nervure médiane. L'indusie est caliciforme ou squamiforme, mais elle peut aussi manquer ou encore être réduite à une ébauche. Les sporanges possèdent un anneau complet, oblique, et la déhiscence se fait par une fente latérale. Les spores sont dépourvues de périspore. Le prothalle est généralement cordiforme, doté de poils et d'écailles.

Selon certains auteurs, les Cyathéacées ne sont pas connues avec certitude à l'état fossile; le genre *Alsophilites,* du Jurassique, est peut-être l'ancêtre des *Alsophila*.

L'ordre, qui comprend environ huit cents espèces, est constitué par deux familles.

Les *Lophosoriacées* ou *Protocyathéacées* comptent deux genres, monospécifiques : les *Lophosoria* d'Amérique tropicale, et les *Metaxya* d'Amérique du Sud. Ce sont des plantes à axe court et rampant, sans écailles, mais couvert de poils. Les sores, exindusiés, sont formés de sporanges dont le développement est simultané.

Les *Cyathéacées,* au contraire des précédentes, sont une grande famille de sept cents à huit cents espèces environ. La délimitation des genres est difficile. Les *Cyathea* comptent plusieurs centaines d'espèces. Celles-ci sont de très belles Fougères arborescentes, propres aux régions tropicales humides; certaines ont un port qui rappelle beaucoup celui des palmiers, avec des troncs parfois velus et pourvus de nombreuses racines adventives. Leur indusie est nettement cupuliforme. Les sores sont situés à la face inférieure des frondes, près de la bifurcation des nervures.



Nous citerons surtout *C. dealbata,* de Nouvelle-Zélande, qui atteint plus de 10 m de hauteur, avec ses grandes feuilles lancéolées, divisées deux ou trois fois, longues de 3 à 5 m, blanc argenté en dessous, et à pétiole parfois épineux à la base; *C. arborea* — du Brésil et des Antilles — qui présente une tige haute d'environ 1 m, et des frondes longues de 1,50 m, lancéolées et bipennées. Ce sont des espèces introduites comme plantes d'ornement, en même temps que *C. medullaris* — originaire de la Nouvelle-Zélande, du sud de l'Australie et de Tasmanie — qui peut atteindre, dans les pays d'origine, jusqu'à 25 m de hauteur. *C. sinuata* — de Ceylan — possède de longues frondes retombantes, simples, pointues, à bords ondulés, et de couleur vert brillant.

L'ancien genre *Alsophila* est maintenant réuni aux *Cyathea*. Il comprenait aussi des Fougères arborescentes de grande taille. *Cyathea (Alsophila) australis* — originaire d'Australie et de Tasmanie — a des frondes longues d'au moins 1 m, divisées deux ou trois fois, à nervures velues. La plante peut être utilisée, quand elle est jeune, comme espèce ornementale d'appartement; dans son pays d'origine, elle atteint 20 m de hauteur, et ses frondes ont plusieurs mètres de longueur.

Les anciens auteurs séparaient le genre *Hemitelia* dont l'indusie ne forme pas une coupe complète, mais se réduit presque à une écaille. Différentes espèces de ce genre (une centaine environ) sont maintenant réunies aux *Cyathea* : *Cyathea (Hemitelia) capensis,* originaire d'Afrique du Sud, du Brésil et de Java, a des troncs hauts de 4 à 5 m, avec des écailles à la base et de grandes frondes bi- ou tripennatiséquées, avec des folioles divisées en lobes linéaires-oblongs, dentelés.

Certaines espèces du genre *Cyathea* fournissent aux indigènes de Nouvelle-Guinée et de Nouvelle-Zélande leur nourriture (sommet des tiges et les jeunes feuilles); d'autres sont tænifuges; les écailles, les poils et les spores auraient des propriétés hémostatiques.

Loxsomales

Ce petit ordre, qui comprend quelques espèces réunies en une seule famille, a des représentants qui ressemblent quelque peu aux *Trichomanes* par leur sore, et aux Dennstaedtiacées par leur appareil végétatif. Les sores sont marginaux, situés à l'extrémité des nervures, pourvus d'une indusie en forme de coupe et d'un réceptacle allongé, portant les sores sur tous les côtés. Les sporanges subsessiles sont piriformes, à anneau complet ou non, à déhiscence longitudinale ou transversale; les spores sont dépourvues de périspore. Le prothalle est cordiforme, avec des poils simples multicellulaires. La position systématique de l'ordre semble assez incertaine (Pichi le rapproche des Cyathéales), et ses caractères, ainsi que sa répartition géographique, amènent à le considérer comme assez primitif. Il semble qu'on puisse inclure dans cet ordre le genre fossile *Stachypteris,* avec son unique espèce, *S. hallei,* du Jurassique.

Les *Loxsomacées* sont l'unique famille de l'ordre cité. Elles comprennent deux genres et quelques espèces — vivant en Amérique tropicale et en Nouvelle-Zélande. Le genre *Loxsoma* se prête bien à la culture en serre comme plante ornementale, avec ses belles frondes triangulaires, tripennées, coriaces, vert brillant.

Aspidiales

Nous venons de voir de nombreuses familles qui n'ont pas de représentants indigènes dans nos régions. Nous voici arrivés à un ordre qui est constitué, par contre, par des espèces dont certaines habitent l'Europe et appartiennent aux genres *Asplenium, Athyrium, Polystichum,* etc.

Les Aspidiales sont très nombreuses et à peu près cosmopolites, avec plus de trois milles espèces. Presque toutes sont des plantes terrestres; certaines espèces cependant sont des lianes ou sont épiphytes. Les rhizomes, rampants ou dressés, se présentent sous différentes formes, et sont pourvus d'écailles. Le pétiole n'est en général pas articulé au rhizome. Les frondes rarement entières, souvent pennées à pluripennées, sont uniformes, parfois dimorphes. Les sores sont généralement arrondis, quelquefois allongés, dorsaux, rarement marginaux; ils arrivent parfois à couvrir la totalité de la face inférieure des feuilles. L'indusie fixée sous le sore est réniforme ou arrondie, ou allongée, ou bien cupuliforme; elle manque parfois. L'anneau est longitudinal, interrompu par le pédicelle. Le prothalle peut être pourvu de poils; il est laminaire, cordiforme et annuel. La garniture chromosomique, très variable, va généralement de $n = 31$ à $n = 42$: les nombres les plus faibles sont propres aux Thélyptéridacées, et les plus élevés aux Athyriacées et Aspidiacées.

L'ordre des Aspidiales, qui est l'un des plus évolués des Fougères, comprend dans la classification adoptée ici les cinq familles suivantes : Thélyptéridacées, Aspléniacées, Athyriacées, Aspidiacées, Lomariopsidacées.

Thélyptéridacées : Holttum a récemment décrit dans cette famille vingt-cinq genres de l'Ancien Monde. Ils ont une tige dressée ou rampante, écailleuse, les écailles portant souvent des poils aciculaires. La fronde est pennée ou pluripennée, réduite ou non à la base, les nervures libres, la face supérieure du rachis et du costa porte toujours des poils aciculaires unicellulaires. L'indusie manque parfois. Les sores, orbiculaires, peuvent couvrir toute la face inférieure du limbe fertile. Le sporange porte toujours des poils près de l'anneau.

Le genre *Thelypteris* présente en France trois espèces : *T. limbosperma, T. palustris, T. phegopteris.*

T. limbosperma a un gros rhizome, court, et des frondes en touffes, à petit pétiole pourvu d'écailles, des pennes inférieures non défléchies; l'indusie est caduque. Cette espèce vit aussi en Asie et en Amérique boréale. *T. palustris* a un rhizome long et fin, à frondes espacées, des pétioles courts et généralement glabres; ces deux espèces ont des frondes pennatiséquées, avec des segments pennatipartites à lobes entiers ou à peine dentelés, et avec des glandes jaunâtres sur la face inférieure des frondes jeunes.

T. phegopteris, outre son absence d'indusie, se distingue aussi par ses feuilles solitaires, pennées, triangulaires, qui sont longuement acuminées, pourvues de poils sur les deux faces, et à segments inférieurs défléchis. Cette espèce vit dans les régions tempérées et froides de l'hémisphère boréal, en Europe, en Asie, en Amérique.

T. palustris préfère les endroits marécageux, il est à peu près cosmopolite. L'on trouve aussi en Europe *T. pozoi,* qui croît dans la péninsule Ibérique et aux Açores.

Outre les trois espèces déjà citées, d'autres *Thelypteris* peuvent très bien être cultivés. *T. decursivepennata* (de Chine et du Japon) à frondes vert pâle, lancéolées, pennées vers le bas, pennatifides vers le haut, par exemple, ou bien *T. exanoptera* (originaire d'Amérique du Nord) dont les frondes sont longues et larges de 20 à 30 cm, avec des lobes larges et veloutés.

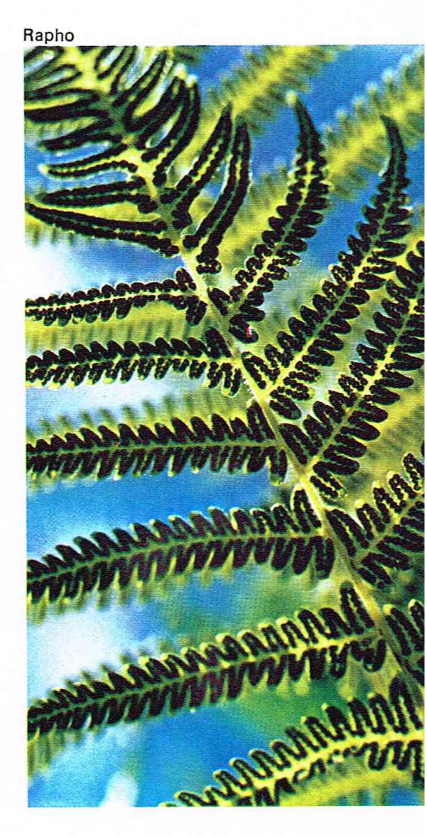
L'ancien genre *Cyclosorus* (réuni maintenant aux *Thelypteris*) est représenté en Europe seulement par *C. dentatus,* qui est une Fougère à feuilles pennées, avec des folioles pennatifides, hautes de 30 cm à 1 m, à nervures libres, sauf la première paire de chaque segment, à sores orbiculaires, munis d'une indusie réniforme et très velue. Cette espèce croît dans les endroits humides des Açores, de Madère, et on la trouve également en Afrique et en Amérique tropicale. On la cultive, de même que *C. arcuatus,* originaire d'Amérique du Sud tropicale, dont les feuilles sont ovales, divisées une fois. et de couleur jaunâtre, avec des folioles longues d'environ 8 cm.

Aspléniacées : les Fougères qui font partie de la famille des Aspléniacées ont des rhizomes rampants ou dressés, pourvus d'écailles peltées à la base. Les frondes, très rarement dimorphes, sont entières ou diversement pennées, à nervures généralement libres. Les sores situés le long des nervures, simples ou par deux, ont une indusie s'ouvrant vers la nervure médiane. Les sporanges ont un pédicelle mince, constitué par une seule série de cellules. Le gamétophyte présente différentes formes suivant les genres.

Le principal genre est *Asplenium,* genre bien défini, comprenant plus de sept cent trente espèces cosmopolites, d'origine antarctique. Les sores sont droits, allongés, indusiés, situés d'un seul côté de la nervure. Fronde simple ou plusieurs fois divisée.

Le genre *Asplenium* compte en France seize espèces, mais ces espèces, toujours polymorphes, regroupent

Rapho

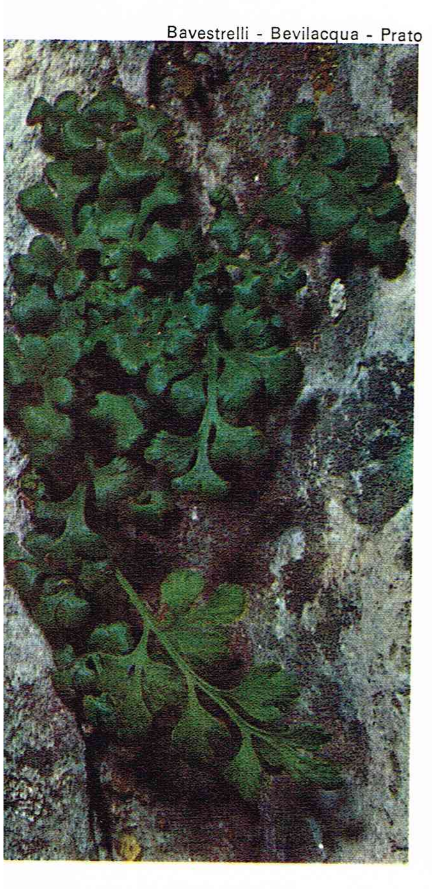


▲ Cyclosorus, *face inférieure de la fronde, montrant les sores.*

Page ci-contre :
◀ Cyathéacées des îles Hawaii. Les Cyathéacées sont fréquentes dans les lieux ensoleillés, dans les clairières ou le long des cours d'eau. Elles forment parfois des peuplements purs, d'espèces différentes de celles des sous-bois.

S. Prato

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▲ **Asplenium ruta muraria,** ***ou « rue de muraille », est une petite Fougère des rochers et des murs surtout calcaires qui pousse dans toute la France.***

▼ **Asplenium dregeanum** ***est un petit*** **Asplenium** ***habitant les rochers ruisselants à Madagascar; il possède à son sommet un bourgeon qui peut s'enraciner et donner une nouvelle plante.***

M. Keraudren - Aymonin



encore elles-mêmes un grand nombre de sous-espèces ou de formes bien définies. L'hybridation est très fréquente; certains de ces hybrides ont d'abord été regardés comme des espèces indépendantes.

De plus, des anomalies et des variations individuelles ont été décrites qui ne présentent souvent pas de valeur systématique.

Les espèces *A. ruta muraria* et *A. trichomanes* sont parmi les plus fréquentes. Elles habitent les vieux murs et les fentes des rochers. *A. adiantum nigrum* aime les lieux ombragés et frais, les sous-bois et les haies; ces trois Fougères ont une très large répartition géographique s'étendant en Europe, en Asie, en Afrique. *A. marinum* se rencontre surtout sur les rochers des bords de la Manche et de l'Océan. *A. viride* peut atteindre dans les Alpes l'altitude de 2 700 m; cette plante est rare en plaine et existe dans les massifs montagneux de toute l'Europe, dans l'Atlas, l'Asie occidentale et septentrionale, l'Amérique du Nord.

On trouve en Europe cinq autres espèces, à savoir : *A. monanthes,* des Açores, d'Afrique et d'Amérique centrale; *A. adulterinum* qui vit sur les rochers à quartzites d'Europe centre-orientale; *A. hemionitis,* du Portugal et des Açores; *A. csikii,* d'Albanie; *A. seelosii,* des Alpes orientales et centrales.

Les espèces d'*Asplenium* pouvant être cultivées sont fort nombreuses. Nous citerons, entre autres, *A. alatum,* originaire d'Amérique tropicale, qui possède de longues frondes prolifères, vert brillant, à pétiole noir, bordé d'une aile blanchâtre; *A. dimorphum* — originaire de l'île de Norfolk — dont les feuilles fertiles sont réduites à de simples nervures ailées, éloignées les unes des autres.

A. nidus — un des épiphytes les plus fréquents en Asie, Polynésie, Australie tropicale, Afrique occidentale — a des frondes entières, longues d'environ 1 m et larges de 20 cm, dressées, en touffes, accumulant l'humus en leur centre. Ses sores sont linéaires et parallèles aux nervures. *A. viviparum* — des îles Maurice et Bourbon — a un port très élégant, avec ses frondes longues de 0,50 m, lancéolées et joliment découpées. *A. serratum,* néo-tropical, a des feuilles entières.

Nous rappellerons, à titre de curiosité, qu'en Nouvelle-Zélande, les prêtres indigènes agitent les cimes feuillées d'*A. lucidum* au-dessus des personnes malades, afin de les guérir. Certaines espèces possèdent des propriétés médicinales : on emploie contre les affections broncho-pulmonaires, comme émollients, expectorants et sudorifiques légers, *A. trichomanes, A. adiantum nigrum* et *A. ruta muraria*. Ces propriétés semblent plus accentuées chez un *Adiantum* — d'Amérique du Nord, du Japon et de l'Himalaya — et chez *A. tenerum* — du Mexique et des Antilles. On utilisait autrefois *A. trichomanes* contre les maladies de la rate.

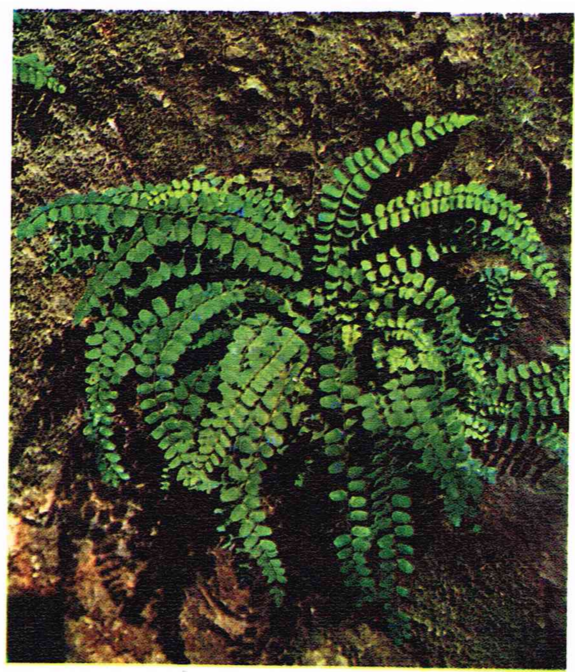
Le genre *Ceterach* comprend *C. officinarum,* très commun, qui colonise les vieux murs et les rochers ensoleillés; il est facile à reconnaître avec ses frondes longues de près de 15 cm, lancéolées, pennatifides, à grands lobes arrondis, coriaces, persistants, de couleur vert foncé et recouverts, sur la face inférieure, de grosses écailles ocracé roussâtre, serrées, qui cachent les sores situés le long des nervures secondaires. C'est une plante commune dans la quasi-totalité de l'Ancien Monde. Le genre comprend deux autres espèces, *C. aureum,* originaire des îles Canaries et de Madère, et *C. cordatum,* d'Afrique du Sud. *C. officinarum* aurait des propriétés diurétiques et astringentes.

Le genre *Phyllitis* compte notamment deux espèces spontanées en France. La plus commune est la langue de cerf ou scolopendre, *P. scolopendrium (Scolopendrium vulgare),* qui possède un gros rhizome. Les frondes en touffes, à court pétiole, et à limbe entier, linguiforme, allongé, cordé à la base, atteignent de 0,30 à 0,50 m et au-delà. Elles portent, à la face inférieure, les sores, étroits et longs (jusqu'à 20 mm), disposés obliquement par rapport à la nervure centrale, en deux séries sur les côtés de celle-ci. La plante croît sur les rochers et les murs humides, sur les parois des cavernes et des puits, en de nombreux pays d'Europe, en Asie, en Afrique du Nord et en Amérique.

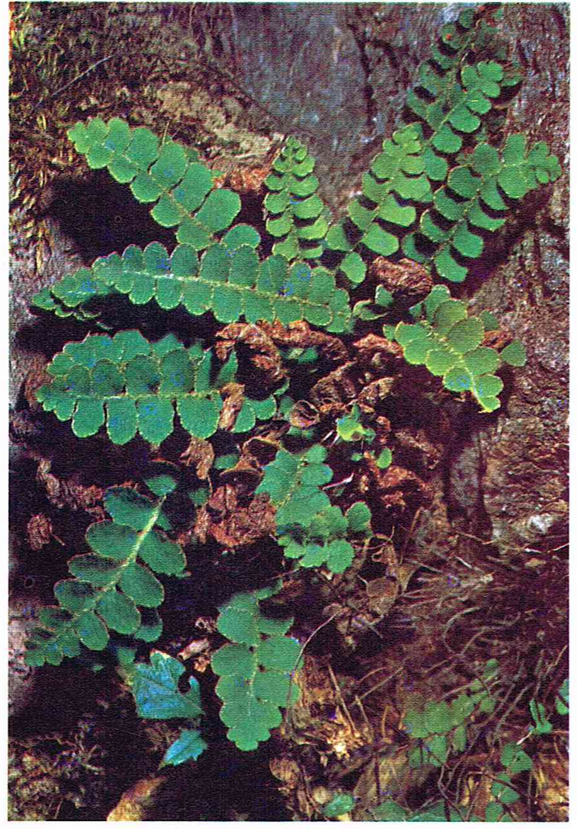
P. sagittata (= *P. hemionitis* = *Scolopendrium hemionitis*) a des frondes un peu plus courtes, auriculées et cordées à la base, à auricule plus ou moins lobée. Il préfère les endroits très ombreux, par exemple les entrées des cavernes, et on le trouve en Europe méditerranéenne. On rencontre aussi en Europe, et en particulier en Yougoslavie, *P. hybrida,* à frondes irrégulièrement pennatifides. *P. scolopendrium,* la langue de cerf, qui présente de nombreuses variétés, est cultivé (var. *dedaleum, crispum, erosum*). Dans le genre *Camptosorus,* très voisin, *C. rhizophyllus,* originaire d'Amérique du Nord atlantique, est utilisé dans l'ornementation; ses frondes, entières, portent normalement à leur sommet des bourgeons à partir desquels la plante peut se reproduire.

Le genre *Pleurosorus* a un représentant en Europe; *P. hispanicus* (= *Ceterach hispanicum* ou cétérach d'Espagne) habite les rochers et les lieux ombreux d'Espagne du Nord-Ouest et du Sud et jusqu'en Afrique du Nord.

La famille des *Athyriacées* comprend plusieurs espèces de nos régions. Il s'agit généralement de Fougères à frondes pennées, les fertiles pouvant être semblables aux stériles; les sores ne sont jamais recouverts par la marge foliaire, et l'indusie peut être présente ou non. Les *Athyrium* sont le genre type, représenté notamment chez nous par la fougère-femelle *(A. filix-femina),* qui a été



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



R. Tixador - Top - Réalités

▲ **Athyrium filix-femina.**

◀ **Ceterach officinarum** *à frondes en touffes, couvertes d'écailles, est une Fougère des vieux murs et des rochers ensoleillés.*

Page ci-contre, en bas, à droite :
◀ **Asplenium trichomanes,** *très commun, cosmopolite, habite les rochers ombragés, les puits, les vieux murs.*

attribuée jadis à d'autres genres (*Asplenium filix-femina, Aspidium filix-femina*, etc.). Elle peut atteindre de 40 cm à 1,50 m ; ses frondes, qui partent d'un gros rhizome, ont une forme lancéolée et sont divisées deux ou trois fois, avec des segments pennatiséqués ou pennatilobés, à lobes plus ou moins profondément dentés, et à lobes secondaires également dentés. Les sores sont ovales-oblongs, recourbés, à cheval sur la nervure, disposés en deux rangées près de la nervure médiane des dernières divisions foliaires. Les frondes forment de grandes touffes, les rhizomes sont couverts d'écailles brun foncé. La fougère-femelle est cosmopolite, elle aime les lieux frais et ombreux.

A. distentifolium (= *A. alpestre*), des bois et rochers humides des hautes montagnes, a des sores arrondis, situés près de la marge, à indusie rudimentaire et fugace ; cette plante croît çà et là en Europe, en Asie mineure et en Amérique boréale. Les deux espèces que nous avons citées servent comme plantes ornementales ; la fougère-femelle a donné de nombreuses variétés. *A. umbrosum* — originaire d'Australie, de Nouvelle-Zélande, d'Afrique, des îles de l'océan Atlantique et de l'Asie méridionale — est très décoratif ; il possède de grandes frondes vert foncé, longues de 1 m, avec de larges folioles.

Le genre *Cystopteris* compte une quinzaine d'espèces de petite taille, délicates, qui sont voisines des *Athyrium* : on en connaît trois dans nos régions, dont la plus répandue est *C. fragilis*. Elle atteint au maximum 0,50 m de hauteur, mais est généralement plus petite ; son rhizome

R. Tixador - Top - Réalités



◀ **Athyrium filix-femina** *ou « fougère-femelle » est l'une des espèces les plus répandues dans les bois, les lieux humides et ombragés. Il en existe de nombreuses variétés.*



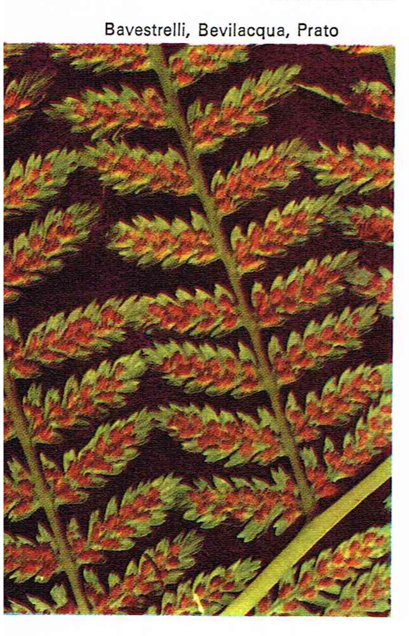
Photo Hallé

▲ **Diplazium proliferum,** *Fougère des raphiales et des marécages des tropiques de l'Ancien Monde, et particulièrement d'Afrique.*

▶ **Woodsia ilvensis,** *photographié ici en Engadine. Les* **Woodsia** *sont des Fougères surtout arctiques. Elles ne se trouvent que dans les hautes montagnes dans les régions moins boréales.*

▼ *Face inférieure d'un fragment de fronde, montrant les sores en fer à cheval d'***Athyrium filix-femina.**

Bavestrelli, Bevilacqua, Prato



est assez gros, court, écailleux, roussâtre, ses frondes sont délicates, oblongues-lancéolées, bipennatiséquées ou tripennatiséquées, plus longues que larges, à pétiole plus court que le limbe. *C. dickieana* forme, avec *C. fragilis,* un complexe dans lequel il est difficile de distinguer les deux espèces (spores). *C. montana* a un rhizome mince, rampant, à frondes espacées, à peu près triangulaires et aussi longues que larges, tripennées, et à pétiole plus long que le limbe. La première de ces deux espèces est très répandue dans les régions tempérées et tropicales de tout le globe, on la trouve chez nous dans tous les endroits frais et ombragés. *C. montana,* dont l'aire de distribution couvre une partie de l'Europe centrale boréale et de l'Amérique boréale, habite les bois et les rochers des hautes montagnes.

On rencontre aussi en Europe *C. sudetica,* qui croît en divers endroits des Carpathes, dans les monts des Sudètes, en Allemagne du Sud, en Norvège et dans le nord de la Russie. Il se rapproche de *C. montana,* mais ses frondes vert jaunâtre sont ovales (et non plus triangulaires), la paire inférieure de pinnules n'étant pas plus longue que les suivantes, comme cela a lieu au contraire chez *C. montana.* Outre les deux espèces précédentes, nous citerons comme plante ornementale *C. bulbifera* — d'Amérique du Nord atlantique — qui possède des frondes longues de 1 m, au sommet desquelles se forme habituellement un bulbille qui, tombant sur le sol, donne une nouvelle plante.

Le genre *Diplazium,* qui possède plus de trois cents espèces tropicales, n'a pas de représentants en France; il est très voisin du genre *Athyrium,* mais le sore le plus voisin de la nervure médiane de chaque groupe est double, les indusies s'ouvrant en sens inverse. On en trouve en Europe deux espèces, *D. caudatum,* des Açores, et *D. sibiricum,* d'Europe nord-orientale et de Norvège.

Les autres genres d'Athyriacées sont des *Woodsia, Matteucia* et *Onoclea.* Les *Woodsia* comprennent une quarantaine d'espèces à sores orbiculaires (indusie réduite à des écailles entourant la base du sore). On les a parfois rapprochés des *Cyathea. W. alpina* a un pétiole foncé; ses pennes, plus longues, portent un à quatre lobes de chaque côté. *W. ilvensis* a des pennes pourvues de quatre à huit lobes de chaque côté, et le rachis et la face inférieure du limbe sont couverts de poils et d'écailles. *W. ilvensis* se rencontre sporadiquement dans les Alpes. Il s'agit là de deux espèces rares, et mêmes rarissimes selon les endroits. On trouve aussi en Europe deux espèces souvent confondues, *W. glabella,* des régions arctiques et subarctiques, qui diffère de *W. pulchella,* des Alpes, par la forme de ses frondes.

Il existe plusieurs espèces de *Woodsia,* qui vivent hors d'Europe mais qui ont été introduites chez nous comme plantes ornementales. Parmi celles-ci, nous citerons *W. obtusa,* originaire d'Amérique boréale et habitant aux Andes et au Pérou, qui est l'une des plus grandes, à frondes d'environ 30 cm de longueur et à pétiole rouge jaunâtre. *W. mollis,* du Mexique et du Guatemala, a des frondes lancéolées, pennées, et recouvertes de poils courts, spécialement à la face inférieure. Enfin, *W. polystichoides* a des frondes lancéolées et pennées, avec des folioles aiguës et veloutées; il est originaire du Japon, et mesure 20 cm de hauteur.

Le genre *Matteucia* comprend une espèce européenne, *M. struthiopteris* (= *Onoclea struthiopteris*). Il offre comme caractéristique le dimorphisme de ses frondes : les stériles sont longues de plus de 1 m, bipennatiséquées alors que les fertiles sont plus courtes, plus étroites, brunâtres, à long pétiole. Les sores sont contigus, recouverts par la marge enroulée du limbe. *M. struthiopteris* est une plante des lieux humides d'Europe centrale et boréale, d'Asie tempérée et d'Amérique boréale atlantique. Elle est cultivée et parfois naturalisée. *M. orientalis,* originaire de Chine et du Japon, et *M. pensylvatica,* d'Amérique du Nord, sont aussi ornementaux.

Dans le genre *Onoclea,* aucune espèce n'est spontanée, et une seule a été naturalisée dans le nord-ouest de l'Europe, en Grande-Bretagne, Belgique et Hollande, mais elle est d'origine américaine. Il s'agit d'*O. sensibilis,* dont les frondes sont dimorphes, hautes de 50 cm, profondément pennatifides et à rachis ailé; les frondes



M. Keraudren - Aymonin



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ *Fragment de fronde et sores de* **Dryopteris filix-mas.**

fertiles sont lancéolées et raides, sans limbe, et deviennent noires en vieillissant. Les lobes recourbés sont refermés sur un groupe de sores.

Dans la famille des *Aspidiacées,* les rhizomes sont recouverts d'écailles, et les frondes fertiles ne diffèrent pas des frondes stériles. Leur limbe est plusieurs fois divisé, à nervures libres. Le rachis est canaliculé, et ce sillon s'interrompt à la jonction de ceux des nervures principales. L'indusie peut être présente, peltée ou réniforme, ou bien absente. Les sores sont superficiels, orbiculaires.

Le genre le plus important, *Dryopteris,* est diversement limité par les différents auteurs et comprend quelque cent cinquante espèces cosmopolites, mais d'origine australe. Les quatre principales espèces européennes présentent des caractères distinctifs tout à fait particuliers. *D. filix-mas,* ou fougère-mâle, et *D. cristata,* ou dryoptère à crêtes, ont des frondes bipennées, le premier avec des lobes à dents mutiques, et le second des lobes à dents mucronées; les autres espèces ont des frondes tripennées, au moins à la partie basale des segments inférieurs, mais, chez *D. villarii* ou *Polystichum rigidum,* les frondes sont plus rigides, oblongues-lancéolées, avec des lobes dentés-mucronés, mais non aristés comme cela a lieu chez *D. carthusiana (Dryopteris spinulosa)* dont les frondes sont assez molles. Toutes ces espèces ont une indusie réniforme, et la mieux connue est la fougère-mâle, déjà citée *(D. filix-mas = Polystichum* ou *Polypodium* ou *Nephrodium filix-mas),* qui possède un gros rhizome densément recouvert d'écailles, d'où partent, en touffe, les grandes frondes, hautes de plus de 1 m, pennatiséquées, à pétiole relativement court recouvert de nombreuses écailles, ne dépassant pas la moitié ou le quart de la longueur du limbe. La fougère-mâle, commune dans les bois et autres lieux ombreux, habite l'Eurasie, l'Afrique et l'Amérique. Les autres espèces proches sont *D. borreri* et *D. abbreviata* (= *Polystichum filix-mas subsp. abbreviatum*), qui diffèrent, la première, par ses frondes très développées densément écailleuses et velues le long du rachis et à la face inférieure, la seconde, par ses frondes plus petites, longues de 10 à 30 cm, avec des lobes moins nombreux, plus larges et obtus (portés par des segments courts). *D. borreri* vit également dans des stations moins ombragées et est plus répandu dans les régions méridionales et occidentales. *D. carthusiana (D. spinulosa)* porte des frondes de 30 à 90 cm, tripennées, à lobes étroits et non confluents à la base, aristés, de couleur claire; les pétioles sont presque aussi longs que le limbe, avec des écailles brun pâle. Une autre espèce commune dans les bois frais sur sols siliceux et proche de la précédente, *D. dilatata,* a des frondes plus larges et moins fermes, à pétioles à moitié aussi longs que le limbe, avec des écailles bicolores, plus foncées au centre et plus claires au bord. *D. villarii (Polystichum rigidum)* a des frondes rigides, à contour oblong-lancéolé, tripennées, à lobes dentés, mucronés, étroits à la base et non confluents; les pétioles et les rachis sont recouverts de nombreuses écailles brunâtres, et la face inférieure des feuilles est parsemée de petites glandes qui rendent la plante odorante à l'état frais. L'espèce croît dans les montagnes de nos régions, sur les éboulis calcaires, où elle constitue parfois d'importants peuplements. On la trouve en Europe, en Afrique, en Amérique boréale.

D'autres espèces habitent encore l'Europe : en Finlande et dans l'Oural, *D. fragrans* ou polystic odorant; dans les montagnes de Suisse, de Scandinavie, d'Allemagne, etc., *D. assimilis.*

Plusieurs *Dryopteris* déjà cités sont cultivés comme plantes ornementales, de même que d'autres espèces exotiques : *D. erythrosora* — du Japon, de Corée et de Chine — qui a des frondes lancéolées-ovales, à folioles obtuses et dentées, ou parfois épineuses, portant des sores d'une belle couleur rouge à l'état jeune; *D. goldeiana,* d'Amérique du Nord — qui ressemble à la fougère-mâle mais qui est de plus grande taille, avec des frondes ovales-triangulaires, à longs pétioles, de couleur vert clair. Les frondes élégantes, oblongues, distinguent *D. marginalis,* d'Amérique du Nord (Atlantique), alors que *D. sieboldii,* du Japon, présente des frondes larges, coriaces, possédant quelques folioles oblongues, falciformes et irrégulièrement dentées.

▼ *Cette figure de* **Lastrea spinulosa (Dryopteris carthusiana)** *a été exécutée, pour le livre de Moore sur les Fougères de Grande-Bretagne, par un remarquable procédé utilisant l'impression par la plante elle-même.*





J.-Ph. Charbonnier - Top-Réalités

▲ **Gymnocarpium dryopteris (Dryopteris linneana),** *Fougère des bois et rochers humides, surtout en terrain siliceux. Cette espèce pousse dans une grande partie de la France, mais elle est rare dans la région méditerranéenne.*

Les propriétés anthelminthiques de l'extrait éthéré du rhizome de la fougère-mâle sont bien connues. Il est ou était employé surtout contre le tænia. Comme ce rhizome est recherché, il est parfois falsifié avec des rhizomes d'autres Fougères comme la fougère-femelle. La fougère-mâle est, en outre, indiquée, grâce à son action sédative, dans les coliques et les affections rhumatismales ; elle est toxique à dose élevée. Les rhizomes de *D. carthusiana* et de *D. dilatata* auraient aussi des propriétés tænifuges. Certaines espèces exotiques ont dans leurs pays d'origine les mêmes usages. Les jeunes feuilles sont parfois consommées comme des asperges.

Le genre *Polystichum* compte environ deux cent cinquante espèces dans le monde entier (dont quatre en France) ; l'indusie est, chez les *Polystichum*, orbiculaire, peltée, fixée en son centre. Les pinnules sont aristées, auriculées à la partie supérieure. Les feuilles sont coriaces. *Polystichum lonchitis* possède des frondes simplement pennées. Il habite les rochers et éboulis de montagne, d'Europe, d'Asie boréale et centrale jusqu'à l'Himalaya. C'est une espèce très variable. *P. aculeatum (P. lobatum)* est bipenné, à frondes rigides, restant vertes l'hiver, atténuées à la base, à pinnules sessiles ou subsessiles, décurrentes, glabres à la face supérieure. *P. setiferum (P. angulare)* a des frondes plus molles, non persistantes, à pinnules pétiolées. *P. braunii,* des bois et ravins de montagne, a des frondes molles, bipennatiséquées, portant des poils à la face supérieure ; le rachis est très écailleux. Il est spécialement répandu en Europe centrale. Les *Polystichum* cités ici sont souvent cultivés ; *P. aculeatum* l'est en rocailles et à l'ombre ; *P. setiferum,* ou fougère des fleuristes, est souvent utilisé pour l'ornementation des jardins. Les hybrides sont nombreux et la variabilité est extrêmement grande.

Parmi les espèces des autres pays, citons : *P. acrostichoides,* d'Amérique boréale, qui a des frondes longues d'environ 50 cm et larges de 10 cm, dressées, rigides, de couleur vert brillant et à folioles dentées et épineuses ; *P. auriculatum,* de l'Inde et de Ceylan, qui possède des feuilles longues de 30 cm environ, avec des folioles étroites et dentées régulièrement ; enfin, *P. munitum,* originaire de Californie et d'Alaska, dont les frondes mesurent jusqu'à 60 cm, avec des folioles plus serrées et plus larges que celles de *P. acrostichoides,* et par ailleurs plus acuminées.

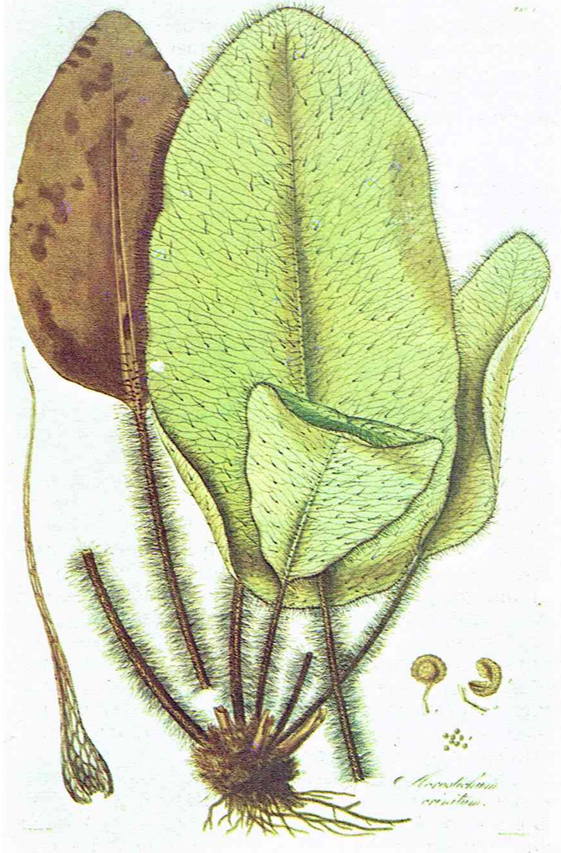
Le genre *Gymnocarpium* n'a pas toujours été reconnu comme indépendant ; il est caractérisé par son manque d'indusie. Deux espèces européennes se trouvent en France : *G. dryopteris (Phegopteris dryopteris, Dryopteris linneana)* et *G. robertianum (Dryopteris robertiana)* ; la première possède des frondes glabres, sans glandes, et d'un vert brillant, la seconde a des pétioles et frondes portant des poils glanduleux, et de couleur vert foncé. Ce sont des Fougères à feuilles plus ou moins deltoïdes, et à pétioles nettement plus longs que le limbe ; elles mesurent moins de 1 m de hauteur et ont des frondes tripennées. Elles vivent dans les forêts et les endroits ombragés de montagne.

Parmi les autres genres appartenant aux Aspidiacées, nous citerons encore les *Tectaria,* qui comprennent plus de deux cents espèces tropicales. La fronde est deltoïde, souvent pubescente, le pétiole souvent noir, la nervation réticulée, avec ou sans nervures incluses, les sores arrondis. Certains spécimens ont été introduits en culture. *T. cicutaria,* très commun sous les tropiques, possède des frondes triangulaires, divisées trois fois. *T. decurrens,* des Indes et de Polynésie, est épiphyte, et ses frondes longues de 1,30 m sont pourvues d'un pétiole ailé. *T. incisa,* enfin, d'Amérique tropicale, possède des frondes, longues de 1 m, larges de 40 cm, divisées jusqu'à la base, portant des sores cordiformes en deux séries sur les côtés des nervures.

Les représentants de la famille des *Lomariopsidacées* sont dotés d'un rhizome rampant ou grimpant, de frondes pétiolées, simples, pennées ou bipennées, les fertiles différant souvent des stériles. Les premières, réduites, sont couvertes de sporanges.

Le genre *Elaphoglossum,* à fronde entière, comprend plus de quatre cents espèces, dont un bon nombre dans les Andes. *Elaphoglossum hirtum,* que l'on peut trouver aux Açores et à Madère, est largement réparti en Amérique du Sud. De nombreuses espèces sont épiphytes, sur les grands arbres ; elles sont pour la plupart adaptées à supporter les climats à précipitations abondantes, où la chaleur favorise cependant une évaporation importante, qu'elles combattent grâce à leur dense revêtement de poils ou d'écailles. En général, les frondes fertiles sont plus petites que les autres et couvertes d'écailles et de sporanges mêlés.

E. crinitum, d'Amérique tropicale (Mexique, Antilles), a des frondes coriaces, les stériles étant oblongues-lancéolées et mesurant 40 cm sur 20 cm, et les fertiles étant plus petites de moitié ; cette Fougère a un revête-



Droits réservés

▶ *Dessin de Hooker représentant* **Acrostichum (Elaphoglossum) crinitum.** *Les* **Elaphoglossum** *sont surtout différenciés par leurs écailles de formes infiniment variées.*



D. Pichon - Atlas photo

▲ ***Blechnum* spicant, *répandu dans la zone atlantique européenne. Les* Blechnum *possèdent de nombreuses espèces tropicales et subtropicales. Ils sont caractérisés par leurs frondes de deux sortes, les fertiles étant beaucoup plus étroites.***

ment velu, pourpre foncé. *E. latifolium* est une espèce variable, à fronde vert brillant, généralement longue de 50 cm et large de 10 cm. *E. villosum*, originaire d'Amérique tropicale, est caractérisé par ses frondes plus petites, entièrement recouvertes de longs poils rouge foncé et brillantes. Ces espèces ont été introduites pour l'ornementation ; d'autres, appartenant aux genres *Bolbitis*, des zones tropicales, surtout de la région indo-malaise, et *Lomariopsis*, d'Amérique tropicale, d'Afrique et de la région indo-malaise, sont également cultivées dans les jardins.

Blechnales

Cet ordre est constitué par l'unique famille des *Blechnacées*, comprenant cinq à huit genres (selon les auteurs) et environ deux cents espèces. Il s'agit généralement de plantes terrestres, herbacées, mais il en est aussi de subarborescentes ou de lianiformes. Leur rhizome est pourvu d'écailles, généralement dressé, épais ; les frondes sont coriaces, pennées ou bipennées, et souvent dimorphes, à nervures libres, ou ayant quelques anastomoses. Les sores sont courts ou longs, réunis en groupes ou cœnosores, en nombre variable, disposés parallèlement à la nervure en une ou en plusieurs rangées. L'indusie est marginale si la penne est très étroite, ou superficielle, membraneuse, et s'ouvrant vers la nervure médiane. Le sporange porte un anneau longitudinal. Ce sont des espèces d'origine antarctique, largement répandues dans les pays tropicaux, ainsi que dans les régions tempérées, surtout australes. On peut rattacher aux Blechnacées des espèces fossiles de l'Éocène *(Blechnum)* ou du Miocène et de l'Oligocène *(Woodwardia)*.

Le genre *Blechnum*, le plus important, comprend plus de deux cents espèces. Son seul représentant européen est *B. spicant*, une plante calcifuge, habitant les lieux ombragés et frais ; outre l'Europe, on le trouve en Asie septentrionale et mineure, en Afrique du Nord et en Amérique du Nord occidentale. Ses frondes peuvent atteindre une hauteur de 70 à 80 cm, mais elles sont généralement plus courtes (de 15 à 50 cm) et présentent un dimorphisme net. Toutes sont oblongues, pennatipartites, mais les stériles, moins nombreuses et plus courtes que les fertiles, ont des divisions assez élargies et rapprochées, alors que ces dernières, dressées, ont des divisions étroites et plus distantes.

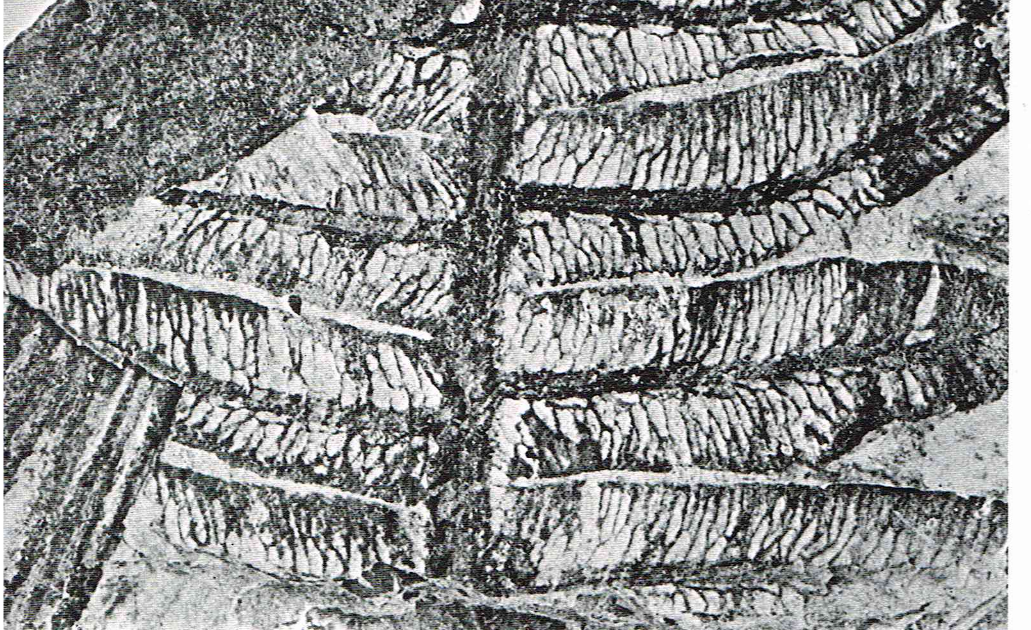
Beaucoup d'espèces de *Blechnum* ont été introduites dans nos régions à des fins ornementales. *B. brasiliense*, du Brésil et du Pérou, est subarborescent, avec une tige haute d'environ 50 cm, d'où partent les frondes coriaces, lancéolées, pennées, de 1 m sur 30 cm. *B. gibbum* est originaire de Nouvelle-Calédonie ; il possède des frondes d'un beau vert, longues de 1 m et larges de 20 cm environ, divisées en segments allongés. *B. occidentale*, originaire d'Amérique tropicale, possède des frondes ovales, longues de 50 cm et larges de 10 cm, à folioles falciformes. Nous citerons enfin *B. penna-marina*, des régions antarctiques, tempérées australes et rappelant par son port *B. spicant* d'Europe.

Le genre *Woodwardia* est seulement représenté, en Europe, par *W. radicans*, qui habite les lieux ombreux et humides, du sud-ouest de l'Europe jusqu'en Italie, aux Açores, en Asie, aux Philippines, à Java et — avec sa variété *americana* — en Amérique et au Japon. C'est une très grande plante, portant des frondes qui peuvent dépasser 1,50 m de longueur ; le gros rhizome est écailleux et le limbe, ovale-oblong, porte souvent des bulbilles au sommet qui assurent la reproduction végétative. Les segments sont lancéolés-aigus, avec des lobes triangulaires à petites dents. Les sores sont situés en deux rangées discontinues, plus ou moins enfoncés, parallèles à la nervure médiane ; l'indusie est coriace, s'ouvrant vers la nervure. Cette espèce est ornementale, ainsi qu'une dizaine d'autres plus ou moins distinctes, parmi lesquelles *W. areolata*, originaire des forêts humides et marécageuses de la partie atlantique de l'Amérique du Nord ; ses frondes sont stériles, longues de 30 cm, larges d'environ 15 cm, à folioles ovales-lancéolées. *W. virginica*, d'Amérique du Nord, croît dans les zones marécageuses et ressemble beaucoup à l'espèce précédente.

Le genre *Doodia* comprendrait onze espèces, d'Australie (Juan Fernandez), d'Hawaï et de Nouvelle-Zélande, utilisées à des fins ornementales. Nous citerons *D. aspera* d'Australie tempérée, portant des frondes longues de 20 cm, avec des folioles linéaires à dents épineuses, *D. caudata*, d'Australie et de Nouvelle-Zélande, élégante petite Fougère, à frondes longues de 25 cm, larges de 2 à 5 cm, avec des folioles linéaires, très allongées. Enfin, *D. media*, habitant l'Australie et la Nouvelle-Zélande, porte des frondes dressées, rigides, pennées, longues de 50 cm, larges de 10 cm, et à folioles ovales-obtuses ou oblongues-obtuses.

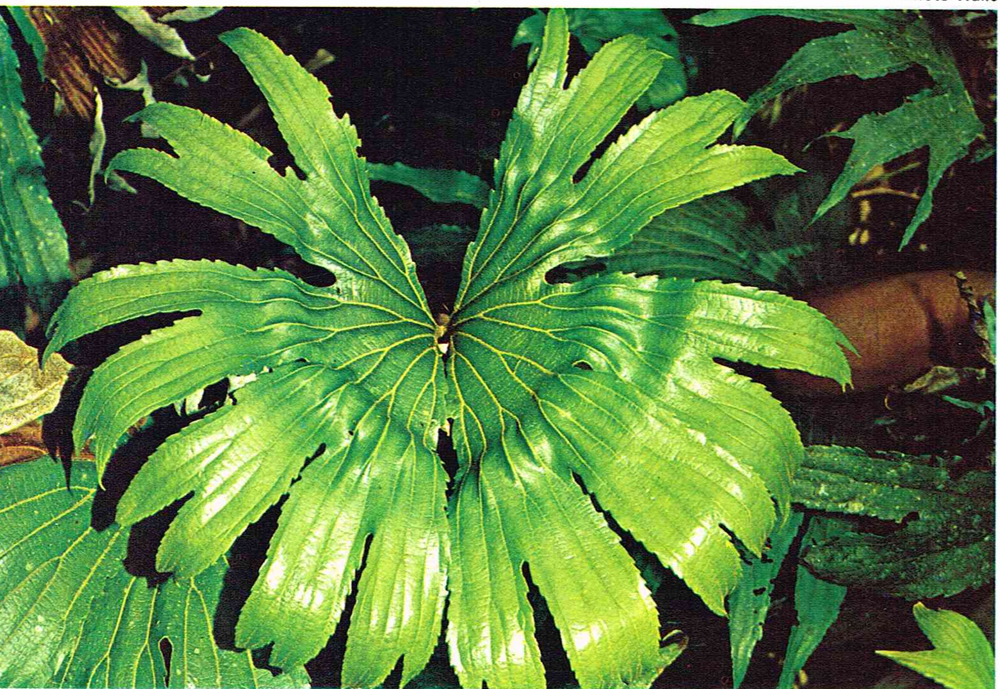
Matoniales

Il s'agit d'un petit ordre, comprenant une seule famille : les *Matoniacées*. Leur rhizome est dichotome. Leurs frondes sont dichotomes ou pseudo-dichotomes, flabellées en apparence. Les folioles restent toutefois toujours pennées. Le développement des sporanges se fait



Copyright J. Loreh

Photo Hallé



P. Starosta

▲ **Phlebopteris polypodioides**, *Matoniacée fossile, d'après Loreh. (En haut.)* **Dipteris conjugata**, *de Java. Les* **Dipteris** *forment un genre primitif à ramification et nervation dichotomes; un grand nombre de fossiles mésozoïques ont été attribués aux Diptéridacées. (En bas.)*

▶ *Le* **Polypodium vulgare**, *qui forme un « complexe » sub-cosmopolite, habite les rochers, les murs et la base des troncs; on le trouve sur le sol dans les lieux ombragés.*

simultanément, et les sores, contenant peu de sporanges, sont disposés à la face inférieure des lobes foliaires, des deux côtés de la nervure médiane. Dans les formes actuelles, l'anneau est oblique et complet, et l'indusie est peltée, coriace. On ne sait que fort peu de chose sur les prothalles. Ce sont des Fougères qui, par suite de l'allongement des frondes, prennent parfois l'aspect de lianes.

Cet ordre, bien que ne possédant pas d'affinités très étroites avec d'autres, se rapproche des Gleichéniales. Ces Fougères ont occupé une grande place au Mésozoïque, à partir du Trias, pour atteindre leur apogée au Crétacé et décliner ensuite. Le genre *Matonidium*, du Lias d'Europe, paraît assez semblable aux *Matonia* actuels, et *Matonidium goeppertii* serait presque identique à *Matonia pectinata*. Ces *Matonidium*, portant des frondes en éventail comme les *Matonia*, ont vécu au Jurassique et au Crétacé. Nous citerons encore parmi les formes fossiles les *Phlebopteris*, *Matoniella* et *Selenocarpus*.

Les Matoniacées, comme nous l'avons dit, sont l'unique famille de l'ordre, avec les deux seuls genres vivants, *Matonia* et *Phanerosorus*, dont on trouve les représentants à Malacca, Bornéo, Sumatra et Sarawak. A Bornéo vit *M. pectinata*, déjà cité, à grandes frondes en éventail, dures, coriaces, longues de 50 à 60 cm, avec des folioles pennatifides. Le genre *Phanerosorus* pousse en Nouvelle-Guinée et à Bornéo; il comprend aussi deux espèces, *P. major* et *P. sarmentosus*, pourvues de rhizomes pouvant se fixer aux rochers et aux troncs, alors que les feuilles sont pendantes.

Polypodiales

Il s'agit là d'un vaste ordre, dont font partie quelque soixante-dix genres, plus de mille deux cents espèces, répandues dans le monde entier, surtout les pays tropicaux et subtropicaux. C'est la famille de Ptéridophytes qui présente la plus grande variété de formes. Dans les pays chauds et humides, ce sont souvent des plantes épiphytes. Les rhizomes sont habituellement pourvus d'écailles, larges, rarement piliformes; les frondes sont articulées, généralement simples à pennées, ou dichotomes, parfois dimorphes, de texture coriace, écailleuses ou hirsutes, ou glabres. Les nervures sont libres ou diversement réticulées. Les sores sont en général nus, arrondis, plus rarement allongés le long des nervures, mais parfois les sporanges sont disséminés sur toute la face inférieure du limbe. L'anneau des sporanges est vertical, à déhiscence oblique, avec un pédicelle formé de trois rangées de cellules. Cet ordre est relativement récent, il est surtout bien représenté depuis le Tertiaire; le genre *Dipteris* est le plus primitif.

On réunissait naguère, sous la dénomination de Polypodiales ou Polypodiacées, de nombreux genres de Fougères, qui sont aujourd'hui attribués à des familles d'autres ordres. Dans la classification adoptée ici, les Polypodiales sont divisées en quatre familles : Diptéridacées, Cheiropleuracées, Polypodiacées et Grammitidacées.

Les *Diptéridacées* sont une petite famille, à laquelle appartient l'unique genre *Dipteris*, avec huit espèces, localisé en Malaisie et en Polynésie. Le rhizome et les frondes sont dichotomes, les nervures principales également; les deux parties de la fronde sont assez larges, à marge plus ou moins profondément incisée-flabellée, prenant parfois l'aspect de larges éventails coriaces. Les rhizomes sont couverts d'écailles noires. Les sporanges ne forment pas de véritables sores, et leur anneau est vertical ou oblique, sans ouverture bien définie. L'indusie manque, et les spores sont peu nombreuses.

Quelques espèces pourraient se prêter à la culture, par exemple *D. wallichi* de l'Inde du Nord, qui a des frondes lobées vert foncé, assez semblables à celles de *D. conjugata* de Polynésie, dont les frondes sont glauques à la partie inférieure; il y a aussi *D. lobbiana*, de Bornéo.

La famille présente des caractères primitifs à côté d'autres plus récents; elle semble remonter, avec les Matoniales, à des ancêtres assimilables aux Gleichéniales. Les représentants fossiles sont nombreux, provenant du Mésozoïque, et ont donné naissance à plusieurs genres comme les *Camptopteris, Clathropteris, Dictyophyllum, Hausmannia, Thaumatopteris, Goepper-*

tella, etc. Le genre fossile *Podolomia* appartiendrait aussi à cette famille, et son espèce *P. polypodioides* ressemble assez aux Fougères actuelles du genre *Dipteris*, auxquelles sont également semblables les *Hausmannia*, les plus importants, ayant persisté jusqu'au Crétacé. Mais la plus grande diffusion des Diptéridacées fossiles date du Trias et du Lias; les restes en ont été découverts au Japon et en Scandinavie (de la Suède au Groenland), ce qui témoigne de la douceur du climat en ces régions durant le Mésozoïque.

La famille des *Cheiropleuracées* possède également des caractères primitifs; elle est très proche de la précédente : il faut sans doute chercher dans cette dernière son origine phylogénétique. Elle comprend le seul genre *Cheiropleura*, avec l'unique espèce asiatique *C. bicuspis*, qui présente des frondes de deux sortes : les stériles sont larges et constituées par deux lobes largement unis à la base, alors que les fertiles sont très linéaires, couvertes de sporanges.

La famille des *Polypodiacées (stricto sensu)* a des frondes simples et entières, ou lobées, ou, au plus, pennées. Les nervures sont généralement réticulées, avec nervilles incluses, ou libres.

Le nombre des genres reconnus dans cette famille varie suivant les auteurs, qui ne sont pas encore arrivés à une classification définitive.

Le genre *Polypodium* proprement dit comprend environ soixante-quinze espèces, souvent épiphytes, dont la plupart sont tropicales ou subtropicales. Il est représenté en Europe par le « complexe polyploïde » de *Polypodium vulgare*, largement répandu dans la zone tempérée nord, en Eurasie, Afrique australe, Amérique du Nord.

On trouve à l'état spontané, dans nos régions, les *P. vulgare, P. australe* et *P. interjectum;* la deuxième et la troisième espèce ont été considérées par certains comme des sous-espèces ou des variétés de *P. vulgare*. Ce dernier est facilement reconnaissable à son rhizome long et rampant, cylindroïde et charnu, couvert d'écailles membraneuses, brunes, de 5 à 11 mm. Les frondes persistantes, dépourvues de poils et d'écailles, dotées d'un long pétiole, ont un limbe assez coriace et présentent un contour lancéolé ou lancéolé-linéaire; elles atteignent de 30 à 40 cm de hauteur, sont profondément pennatifides, et à lobes obtus. Les sores sont ronds et disposés en deux rangées parallèles à la nervure médiane de chaque lobe, sur la face inférieure. La plante préfère les lieux ombreux et humides, et elle croît sur les roches et les murs, ou bien sur les souches.

L'espèce (ou sous-espèce de la précédente) *P. australe* (= *P. serratum*) est très proche de *P. vulgare*, mais ses frondes sont plus grandes (elles peuvent atteindre plus de 60 cm de longueur) et montrent un contour plutôt ovale-triangulaire; les lobes sont grossièrement dentelés. En outre, alors que les sores de *P. vulgare* sont dépourvus de paraphyses et que les écailles du rhizome ne dépassent pas une longueur de 6 mm, les sores de *P. australe* sont munis de paraphyses, et les écailles sont longues de 5 à 11 mm.

P. interjectum diffère de *P. vulgare* (dont les sores sont orbiculaires) par ses sores elliptiques et par l'anneau des sporanges formé de six à dix cellules seulement, alors que ce nombre est de dix à quinze chez *P. vulgare*. Cette espèce (ou sous-espèce) est particulièrement répandue en Europe occidentale.

Nombreux sont les polypodes épiphytes qui vivent dans les pays tropicaux et subtropicaux; ils ont apporté un important tribut aux plantes ornementales. Par suite de l'élégance de ses frondes, on cultive dans ce dessein *P. angustifolium*, épiphyte originaire d'Amérique tropicale, à frondes longues de 40 à 50 cm, étroites, aiguës, entières et rubaniformes. *P. aureum* provient aussi d'Amérique tropicale. Ses frondes sont assez coriaces, profondément pennatifides, glauques, aussi longues que chez l'espèce précédente, et à lobes très ondulés sur les bords; c'est une Fougère qui donne différentes variétés.

Le frondes pennatifides de *P. coronans (Aglaomorpha)* sont énormes (cette espèce est originaire de l'Inde et de Formose), puisqu'elles atteignent plus de 1 m de longueur et 30 à 45 cm de largeur. Les frondes de *P. crassifolium* — d'Amérique tropicale et des Antilles — sont aussi grandes, mais entières, simples, et pointillées de blanc à la face supérieure. On trouve des frondes encore plus grandes chez *P. heracleum (Drynariopsis)* de Java, de Nouvelle-Guinée et des Philippines; elles dépassent 2 m de longueur sur 80 cm de largeur; elles ont seulement la partie supérieure divisée en lobes aigus et sont vert brillant. *P. meyenianum* — des îles Philippines — a des frondes de 90 cm sur 30 cm, divisées en lobes linéaires, oblongs à la partie inférieure, et en folioles rapprochées à la partie supérieure, qui est fertile. Enfin, *P. subauriculatum* — de l'Inde septentrionale, de Malaisie et du nord de l'Australie — porte des frondes très longues (jusqu'à 2 m), larges de 25 à 35 cm, pennées, avec des folioles étroites, dentées et munies d'une oreillette à la base.

Le rhizome de *Polypodium vulgare* possède des propriétés médicinales : il est expectorant, cholagogue, légèrement laxatif. Il peut aussi servir d'anthelminthique. Diverses autres espèces exotiques possèdent les mêmes propriétés. *P. plebeium, P. fimbriatum, P. lanceolatum* et *P. aureum*, d'Amérique du Sud, du Mexique et des Antilles, sont expectorants et diurétiques.

Le genre *Platycerium* comprend une dizaine d'espèces tropicales (surtout en Malaisie) épiphytes, à frondes nettement dimorphes : les basales membraneuses, collectrices d'humus, sont collées contre les troncs; les autres, dressées ou pendantes, divisées une ou plusieurs fois, présentent çà et là des poils stellés. Les frondes fertiles portent les sporanges sur des segments spécialisés ou sur toute la face inférieure de la fronde. Plusieurs espèces du genre ont été introduites dans nos régions pour leur caractère décoratif. La plus remarquable est *P. alcicorne*, qui montre de grandes frondes basales stériles, disposées en coupe, d'où partent les frondes fertiles, dichotomes et pendantes; cette Fougère atteint 1 m de hauteur. *P. angolense*, d'Afrique, possède d'amples frondes fertiles en forme d'oreille d'éléphant, larges d'environ 40 cm. Chez *P. grande*, de Malaisie et d'Australie, les frondes stériles basales forment un grand bouclier d'une cinquantaine de centimètres et les frondes fertiles sont dressées à la base, pendantes ensuite (elles mesurent environ 2 m). *P. wilhelminae-reginae*, que l'on peut considérer comme une variété de l'espèce précédente, a des frondes stériles larges et hautes de 1 m, et des frondes fertiles pendantes, longues de 2 m, fourchues et veloutées. *P. willinckii*, de Java,

Thieffry - Fotogram



▼ ***Le* Scolopendrium officinale *est une espèce familière dans les puits, sur les murs ou dans les chemins creux.***



Photo Hallé

présente des frondes fertiles divisées et des frondes stériles découpées et arrondies.

Le genre *Pyrrosia* (= *Nipholobus*), riche d'une centaine d'espèces, est, lui aussi, constitué par des formes épiphytes mais à frondes généralement entières, souvent dimorphes. Les sores sont arrondis, quelquefois confluents, pourvus de paraphyses stellées. Ce sont en général des Fougères très velues, les poils servant à protéger la plante contre les déperditions excessives d'eau par transpiration : elles peuvent donc vivre dans un milieu assez sec. Plusieurs espèces sont cultivées.

La mieux connue est *P. lingua* — originaire du Japon et de Chine — qui a un long rhizome à écailles brunes et des frondes entières, arrondies à la base, longues de 10 à 20 cm, larges de 2 à 10 cm, et couvertes en dessous de poils serrés. *P. hastata* — lui aussi du Japon et de Chine — porte des frondes à segments lancéolés, avec de petits sores disposés en trois ou quatre rangées. *P. lanceolata* — d'Asie tropicale et d'Afrique tropicale — est une Fougère épiphyte, à frondes portées par des pétioles courts, les fertiles étant longues de 20 cm, glabres dessus et couvertes de poils serrés et blanchâtres dessous, les stériles étant obtuses et longues de 10 cm. Certaines de ces Fougères, *P. lingua* et *P. lanceolata,* qui seraient expectorantes, anthelminthiques et antidiarrhéiques, servent de plantes médicinales.

Le genre *Pleopeltis* comprend des épiphytes de petite taille, à rhizome couvert d'écailles, à frondes coriaces portant des écailles peltées; les sores sont munis, au moins chez le jeune, de paraphyses peltées.

Les *Drynaria* ont des frondes dimorphes, les stériles, brunes, sessiles, collectrices d'humus, et les fertiles, pennatifides ou pennées. *Drynaria quercifolia* — habitant l'Inde, l'Australie et la Polynésie — a été introduit dans nos régions comme plante ornementale; il a reçu le nom spécifique de *quercifolia* (= à feuilles de chêne) en raison de l'aspect de ses frondes stériles ovales-oblongues, cordiformes à la base, découpées comme des feuilles de chêne, longues de 30 cm et larges de 10 cm; quant aux frondes fertiles, elles mesurent jusqu'à 1 m sur 30 cm. *D. rigidula* possède des frondes fertiles lobées, de 1 m sur 30 cm, et des frondes stériles également lobées, très larges, ou disposées en coupe à la base; cette Fougère habite la région malaise.

Le genre *Lecanopteris* — qui comprend une quinzaine d'espèces de Malaisie et de Nouvelle-Guinée — présente des rhizomes charnus, renflés, riches en tissus aquifères, accrochés aux branches des arbres : leurs cavités sont habitées par les fourmis; les frondes simples ou pennées sont également charnues.

La famille des *Polypodiacées* comprend aussi les genres exotiques *Selliguea* et *Crypsinus.*

La famille des *Grammitidacées,* pantropicale, est très proche de celle des Polypodiacées et renferme plus de deux cent cinquante espèces, surtout épiphytes. Les principaux genres sont *Ctenopteris, Calymnodon, Cryptosorus, Grammitis, Prosaptia* et *Xiphopteris.* Les espèces de ces genres étaient naguère classées dans les Polypodiacées et même dans le seul genre *Polypodium;* elles en diffèrent par leurs écailles, leurs poils, leur nervation, leur anatomie.

Plagiogyriales

Cet ordre comprend l'unique famille des *Plagiogyriacées.* Les trente espèces environ qui appartiennent à cette famille, toutes réunies dans l'unique genre *Plagiogyria,* habitent l'Asie tropicale et l'Amérique. Il s'agit de Fougères terrestres à grosse tige dressée, courte et nue, qui rappellent par leur port notre osmonde royale et notre *Blechnum.* La base du pétiole est pourvue d'une double rangée de protubérances qui servent de pneumatophores; elle est renflée et aplatie; les frondes sont dimorphes, disposées en rosette et sont mucilagineuses chez le jeune. Les segments des frondes fertiles sont contractés, à nervures furquées; les sporanges portés par les nervures et protégés par le bord replié des pennes ont un anneau oblique, non interrompu par le pédicelle, s'ouvrant latéralement. La position systématique des Plagiogyriacées, par suite du manque d'affinités avec d'autres groupes de Fougères, est incertaine; on les a rapprochées des Cyathéacées et des Osmondacées. Le genre *Plagiogyria* est un genre primitif.

Hyménophyllopsidales

Cet ordre possède des caractères primitifs, son origine est probablement très ancienne et sa position systématique difficile à définir, bien que l'aspect de certaines Fougères rappelle celui de quelques *Hymenophyllum*. L'ordre comprend une seule famille, les *Hyménophyllopsidacées*, avec le seul genre *Hymenophyllopsis*, auquel appartiennent seulement deux espèces indigènes du Venezuela et des Guyanes; leurs frondes délicates, découpées, ne possèdent pas de stomates. Leurs sores sont terminaux ou subterminaux sur les nervures. Ces Fougères possèdent des sores qui rappellent ceux des Davalliacées; l'anneau du sporange est oblique et ininterrompu, les spores globuleuses.

Les Fougères possédant deux sortes de spores, ou Fougères *hétérosporées*, ont été diversement groupées. Nous distinguerons deux sous-classes (qui ont parfois été envisagées comme des classes).

● *Marsiléidées*

Cette sous-classe, avec celle des Salviniidées dont nous parlerons plus loin, constitue le groupe des Hydroptéridales ou Hydroptéridées, qui n'est pas un groupe homogène et dont la position systématique n'apparaît pas encore bien nettement. Il est probable, du reste, que chacune de ces deux sous-classes a son ascendance propre et très ancienne, et qu'elles ne sont pas très voisines bien qu'elles aient en commun d'être plus ou moins aquatiques et d'être hétérosporées, caractère qui semble rare, même chez les Fougères fossiles. Le corps végétatif est différent de celui de toutes les autres Fougères, les sporanges sont sans anneau, plus ou moins groupés en sores ou complètement enveloppés par une indusie. Les prothalles sont très réduits ainsi que les organes reproducteurs.

Marsiléales

Cet ordre, le seul de la sous-classe, comprend une seule famille, les *Marsiléacées*, trois genres *(Pilularia, Marsilea, Regnellidium)* et environ soixante-quinze espèces.
Ces Fougères ont été rapprochées des Schizaeacées. Ce sont des plantes aquatiques, semi-aquatiques ou terrestres, elles supportent l'assèchement temporaire du sol. Leur rhizome est radicant. Les frondes diffèrent beaucoup de celles des autres Filicopsides.
Chez les *Marsilea*, les frondes portent deux paires de pennes disposées en croix, ayant l'aspect d'un trèfle à quatre feuilles; chez certaines espèces, les frondes se présentent sous une forme différente selon qu'elles sont immergées ou émergées, c'est-à-dire selon la hauteur de l'eau. Les sores sont enveloppés chacun par une indusie, et l'ensemble fortement épaissi et sclérifié forme le sporocarpe, organe arrondi ou réniforme. Ils sont attachés isolément ou par groupes à la base du pétiole de la fronde et s'ouvrent par des fentes; leur surface externe représente la face inférieure de la fronde très modifiée, refermée sur les sores. Le sporocarpe est l'équivalent de l'ovule des Spermatophytes dont il est la préfiguration. A maturité, les sporocarpes, dont les parois sont assez résistantes, s'ouvrent dès qu'ils sont humidifiés, ce qui provoque le gonflement du tissu gélatineux, lequel s'étire peu à peu jusqu'à une longueur de quinze à vingt fois celle du sporocarpe, portant sur ses côtés deux rangées de sores en nombre variable. Chaque sore contient un mégasporange au sommet et des microsporanges à la base. L'indusie se rompt, et les spores sont libérées. L'ouverture du sporocarpe peut aussi avoir lieu non pas annuellement, mais à des intervalles beaucoup plus longs, toujours après que l'eau a exercé son action sur les parois. Cela n'a aucune influence sur les possibilités de germination des spores, puisqu'elles restent vivantes pendant très longtemps (jusqu'à vingt ou trente ans). Les prothalles mâles, très petits, ne sortent pas de la membrane de la microspore; ils donnent lieu, au bout de plusieurs heures, pourvu que les conditions du milieu soient favorables, à la formation des anthéridies, d'où naîtront les anthérozoïdes, spiralés et polyciliés. Le prothalle femelle est peu en saillie par rapport à la mégaspore dans laquelle il s'est développé; après un temps un peu plus long que celui qui est nécessaire pour les organes mâles, se forme l'archégone qui, en totalité, reste enveloppé dans une couche gélatineuse. Il suffit alors que l'un des anthérozoïdes atteigne le col de l'archégone pour qu'il arrive jusqu'à l'oosphère et la féconde.



I.G.D.A.

▲ **Marsilea quadrifolia**, ***Fougère aquatique hétérosporée, en forme de « trèfle à quatre feuilles ». Les sores sont enfermés dans des sporocarpes à parois épaisses qui les protègent.***

Les espèces européennes de *Marsilea* sont au nombre de trois. La mieux connue est *M. quadrifolia* (marsilée ou marsilia à quatre feuilles, quatre-feuilles des marais, ou trèfle des marais). Les frondes, longuement pétiolées, ont des folioles rétrécies à la base, glabres, arrondies et entières au sommet. Les sporanges sont glabres, soit isolés, soit plus souvent par groupes de deux ou quatre sur des pédicelles d'environ 1 cm, situés à la base du pétiole avec lequel ils sont soudés. Les rhizomes sont longs, rampants, et de 60 à 80 cm, ayant des entre-nœuds allongés; c'est une plante des étangs du centre, de l'ouest et de l'est de la France, d'Europe, d'Asie tempérée, d'Amérique boréale.
M. strigosa (= *M. pubescens*) se distingue facilement de l'espèce précédente par ses sporocarpes pubescents, aplatis, très rapprochés, sessiles, appliqués contre le rhizome. Cette Fougère est rare; on la trouve au Portugal, dans le midi de la France, le sud de l'U.R.S.S. et en Afrique du Nord. On rencontre aussi en Europe (Moldavie, delta de la Volga) *M. aegyptiaca*. Certaines espèces exotiques peuvent, de même que *M. quadrifolia*, se prêter à la culture. Nous citerons parmi elles *M. drummondi*, d'Australie, aux frondes dentelées, et

Page ci-contre :
◀ **Platycerium stemmaria**, ***Fougère épiphyte appartenant à l'ordre des Polypodiales.***

par ses frondes à deux folioles charnues (au lieu de quatre chez les *Marsilea*). On en connaît une seule espèce, *R. diphyllum,* originaire du Brésil méridional.
On possède peu de renseignements sur les Marsiléacées fossiles; on a cependant découvert, dans les terrains tertiaires de l'Inde, un sporocarpe qu'on attribue à un *Regnellidium,* décrit sous le nom de *Rodeites dakshini.*

● *Salviniidées*

Cette sous-classe comprend aussi des plantes aquatiques flottantes très spécialisées, caractérisées par des sporocarpes qui consistent en un simple sore, renfermé dans une enveloppe assimilable à une indusie; chez les *Salvinia,* chaque sporocarpe contient seulement soit des mégasporanges, soit des microsporanges. Chez les *Azolla,* les sporocarpes contiennent au début des méga- et des microsporanges mais l'un des deux types avorte, et le sporocarpe adulte ne contient que des méga- ou des microsporanges. Les frondes ont une préfloraison non circinée. Le prothalle mâle est extrêmement réduit, constitué par quelques cellules seulement, et avec une ou deux anthéridies; le prothalle femelle, plus développé, porte un ou plusieurs archégones. La sous-classe comprend le seul ordre des *Salviniales.*

Salviniales

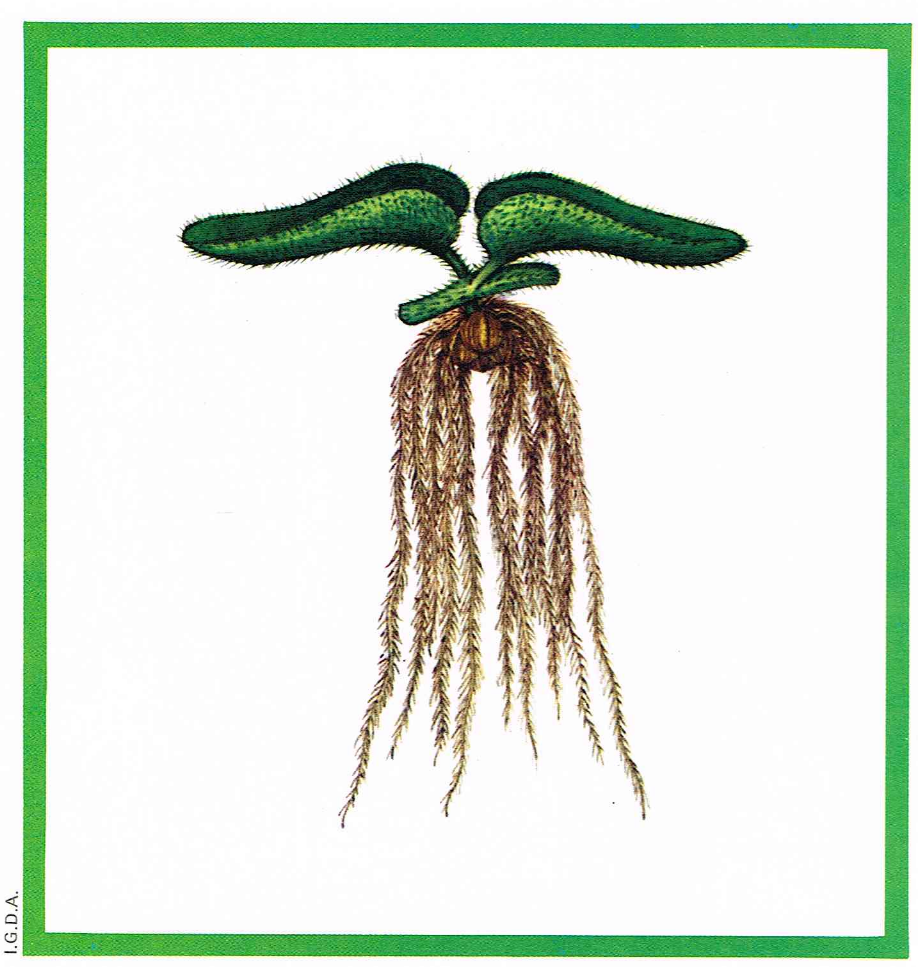
Cet ordre regroupe deux familles, les Salviniacées et les Azollacées. Les *Salviniacées,* plantes flottantes, sans racines, présentent des feuilles qui semblent à première vue au nombre de deux et opposées, nageantes, plus ou moins sessiles, vertes, horizontales, mais qui sont en réalité trois et verticillées, la troisième étant finement disséquée, pendante dans l'eau, verticale, avec des ramifications qui ressemblent à des racines couvertes de poils absorbants. Les sporocarpes sont insérés par groupes à la base des pseudo-racines, différenciés en mégasporocarpes et en microsporocarpes à paroi dure, basifixe homologue d'une indusie. Les microsporocarpes contiennent de nombreux microsporanges à soixante-quatre microspores. Les mégasporocarpes contiennent des mégasporanges à une seule mégaspore. Les sporanges sont sans anneau. Prothalle mâle, gamétophyte mâle, à deux anthéridies contenant six à huit anthérozoïdes. Prothalle femelle portant trois ou quatre archégones.

L'unique genre de la famille est le genre *Salvinia,* avec un seul représentant dans nos régions, la lentille d'eau *(Salvinia natans).* Les feuilles de cette plante aquatique sont pourvues d'un minuscule pétiole; elles sont longues d'environ 1 cm, elliptiques, et sont disposées comme des feuilles opposées. Elles présentent des soies à la face inférieure et à la face supérieure, des protubérances portant chacune trois ou quatre poils libres, pluricellulaires, finalement brunâtres. Les sporocarpes sont sphéroïdaux, velus, groupés par trois à huit et ont un diamètre d'environ 2,5 mm. C'est une espèce annuelle, répandue en Eurasie; elle a été importée en Amérique du Nord.

On trouve aussi en Europe *S. rotundifolia,* originaire d'Amérique centrale et méridionale, et naturalisé en Espagne. Il possède des feuilles plus grandes et plus arrondies que la lentille d'eau, avec des papilles de 2 à 3 mm. Ces plantes recouvrent souvent totalement l'eau des fossés, des étangs et des petits lacs qu'elles peuplent. Le genre *Salvinia* contient une dizaine d'espèces, dont certaines sont propagées à des fins ornementales à la surface des aquariums, des bassins, etc. On utilise aussi dans ce dessein *S. minima* d'Amérique centrale et méridionale, à feuilles d'un diamètre de 1 cm et à papilles hautes de 3 mm.

Des restes fossiles pouvant être attribués aux Salviniales datent de l'Éocène et du Miocène. Leur parenté phylogénétique est encore mal définie; elles sembleraient, par divers caractères, se rapprocher des Dicksoniales et des Hyménophyllales.

Les *Azollacées* sont de minuscules plantes très ramifiées, qui rappellent un peu, par certains de leurs caractères, les Bryophytes. Leurs racines sont longues, fines, non ramifiées, leurs tiges sont grêles. Les feuilles sont bilobées jusqu'à la base, disposées en deux rangées et imbriquées; les lobes sont dimorphes, le lobe supérieur,


I.G.D.A.

▲ **Salvinia natans,** *Fougère aquatique hétérosporée flottant à la surface des eaux. Le genre* **Salvinia** *est actuellement représenté dans la flore vivante des régions tempérées, tropicales et subtropicales. Les feuilles et les rameaux ainsi que les microspores et les mégaspores sont connus à l'état fossile.*

M. hirsuta, dont les frondes sont velues. *M. drummondi* et encore mieux *M. nardu* (toujours d'Australie) fournissent le « nardou », produit tiré des sporocarpes, aliment riche en amidon dont se nourrissent les indigènes.

Le genre *Pilularia* a des frondes filiformes, gramminiformes. Les sporocarpes de *Pilularia* sont très brièvement pédonculés, attachés du côté adaxial de la base de la feuille, globuleux et contenant de deux à quatre sores avec des microsporanges et des mégasporanges; ils sont biloculaires ou tétraloculaires, et la déhiscence se fait par deux ou quatre valves, par gélification du tissu interne. Les microsporanges, disposés sur les flancs du sporocarpe, très nombreux, contiennent chacun environ soixante microspores; les macrosporanges, en nombre plus restreint, contiennent une seule mégaspore. On observe un anneau vestigial. Le prothalle mâle est très réduit, et le prothalle femelle possède un seul archégone. Les frondes sont filiformes, ressemblant à celles de jeunes Graminées. Les espèces de nos régions sont le poivre des marais ou *Pilularia globulifera* et *Pilula minuta*. La première atteint une hauteur d'environ 10 cm, a des frondes vert vif et possède des sporocarpes sphériques, de 3 à 4 mm, légèrement velus, sessiles ou subsessiles, à quatre loges et situés à la base des feuilles. *P. minuta* se distingue par ses petits sporocarpes d'un diamètre de 1 mm, glabres, à deux loges, pédonculés, à pédoncule recourbé, et par ses frondes très petites, qui ne dépassent généralement pas une longueur de 4 cm. On le trouve seulement autour de la Méditerranée occidentale. Quant au poivre des marais, on le trouve du Portugal et de l'île de Corfou à l'Europe centrale, toujours dans les marais, les étangs, les rizières, les bruyères humides, généralement parmi les joncs et les scirpes, avec lesquels il est assez facile de le confondre.

Le genre *Pilularia* comprend six espèces; outre celles déjà nommées, d'autres vivent en Australie, Nouvelle-Zélande et Amérique, notamment *P. americana,* de Californie et de l'Oregon.

Le genre *Regnellidium* occupe une position intermédiaire entre les *Marsilea* et les *Pilularia;* il se distingue

Page ci-contre :
▶ *Il semble que l'on puisse rapprocher, du point de vue phylogénétique, les Salviniales des Dicksoniales, représentées ici par des Fougères arborescentes appartenant à l'espèce* **Dicksonia antartica.**

I.G.D.A. Archives B



épais, aérien, vert, possède une cavité qui est toujours occupée par des colonies d'Algues bleues microscopiques *(Anabaena),* avec lesquelles la plante vit en symbiose, ainsi que par des Bactéries qui fixent l'azote de l'air au profit de la Fougère ; le lobe inférieur est pâle, scarieux, flottant.

Les sporocarpes sont fixés par deux ou quatre sur le lobe inférieur de la première feuille de chaque rameau, enveloppés par une indusie ; ils sont unisexués ou bisexués. Le microsporocarpe, plus grand, contient plusieurs microsporanges à soixante-quatre microspores. Chaque microsporange contient trois à huit corps arrondis ou massules qui portent à leur surface de petits organes en crochets (les glochidies) ; ceux-ci servent à fixer les massules aux mégaspores, quand le sporange s'ouvre. Les mégasporanges, plus petits, finissent par contenir une seule mégaspore, qui se développe aux dépens des autres, et ces mégaspores, non développées et non fonctionnelles, restent toutefois unies, en fournissant à la mégaspore développée des corps remplis d'air pour en favoriser la flottaison ; la mégaspore produit un gamétophyte très réduit. La multiplication végétative par fragmentation est rapide chez ces plantes, et permet aux *Azolla* de se répandre à la surface des eaux, où les peuplements, qui forment un véritable tapis, pourraient être confondus avec ceux des *Lemna ;* mais les *Lemna* sont vert vif, alors que les *Azolla* tendent au vert brunâtre. On observe deux espèces dans nos régions, *Azolla caroliniana* et *A. filiculoides,* mais elles ne sont pas indigènes : ce sont des espèces américaines naturalisées. Les feuilles d'*A. caroliniana* sont longues de presque 1 mm, aiguës, et étroitement membraneuses au bord, très ponctuées, alors que, chez *A. filiculoides,* elles sont un peu plus grandes (environ 1 mm et plus), à ponctuation peu marquée, à lobe supérieur arrondi, obtus, largement membraneux. Ces petites plantes, qui, lorsqu'elles couvrent complètement la surface de l'eau, semblent faire obstacle au développement des moustiques, peuvent être utilisées dans les petits bassins et les aquariums ; on se sert aussi dans le même dessein d'*A. pinnata* — originaire d'Australie, du Japon et d'Afrique du Sud — qui a ses massules dépourvues de glochidies, à la différence des deux autres espèces décrites.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER J. C., *Handbook of the Ferns Allies London*, 1887. - BOUREAU Éd., *Traité de paléobotanique*, Masson, vol. II, 1967 ; vol. III, 1964 ; vol. IV, 1970. - BOWER F. O., *The Ferns*, 3 vol., Cambridge, 1923, 1926, 1928. - CHING R. C., *On Natural Classification of the Family Polypodiaceae, in Sunyatsenia* 5 (4), 201-268, 1940. - COSTE H., *Flore de France*, 3, 1906. - CHRIST H., *Die Farnkräuter der Erde*, Iéna, 1897. - CHRISTENSEN C., *Index filicum*, 1905-1906, et *Supplements*, 1913, 1917, 1934 ; *Filicinae, in Verdoorn, Manual of Pteridology*, La Hague, 1938. - COPELAND E. B., *Genera filicum*, Waltham, 1947. - EAMES A. J., *Morphology of Vascular Plants, Lower Groups*, New York et Londres, 1944. - EMBERGER L., *les Plantes fossiles dans leurs rapports avec les Végétaux vivants*, Paris, Masson, 1944 ; *les Végétaux vasculaires, in* CHADEFAUD M. et EMBERGER L., *Traité de botanique*, 2, Paris, 1960. - ENGLER A. et PRANTL K., *Die naturlichen Pflanzenfamilien* 1 (4), Leipzig, 1898-1900. - HOLTTUM R. E., *A Revised Classification of Leptosporangiate Ferns, in* J. Linn. Soc. (Bot.) 53, 123-158, 1947 ; *The Classification of Ferns,* Biol. Rev. 24, 267-296, 194. - HOOKER W. J. *Species filicum*, 5 vol., Londres, 1844-64. - HOOKER W. J. et GREVILLE R. K., *Icones filicum*, 1827-32. - MANTON I., *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta*, Cambridge, 1950. - MELCHIOR H. et WERDERMANN E., *in Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, éd. 12, 1, Berlin 1954 ; *Pteridophytes par* Reimers, 269-311. - MOORE T. et LINDLEY J., *The Ferns of Great Britain and Ireland*, Londres, 1855. - NESSEL H., *Die Bärlappgewäsche (Lycopodiaceae)*, Iéna, 1939. - PICHI-SERMOLLI R. E. G., *The Higher Taxa of Pteridophyta and Their Classification, in « Systematics of to-day »*, éd. Hedberg, Uppsala Univ. Arsskrift, 70-90, 1958 ; *Pteridophyta in Vistas in Botany*, éd. Turill, Bicentenary vol. Roy. Gard. Kew, 421-493, 1959. - REY PAIHADE C. de, *les Fougères de France*. - ROTHMALER W., *Die Abteilungen und Klasse des Pflanzen in* Feddes, Repert. Sp. nov. 54, 256-66, 1951. - ROUY G., *Flore de France,* 14, 1913. - TARDIEU-BLOT M. L., Ptéridophytes, 104 pp., Paris, 1954. - TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., *all., Flora europea. Pteridophytes*, 1, 1-25, 1964.



Photo Hallé



▶ *Les* Drynaria *sont des grandes Fougères épiphytes qui possèdent comme les* Platycerium *des frondes hétéromorphes : les unes sont persistantes, sessiles, recouvrant les racines et accumulant l'humus, les autres sont chlorophylliennes, pétiolées, stériles ou fertiles.*



J. Muench

▲ *Mary Lake, en Colombie britannique (Canada), est cerné par une forêt de Conifères qui s'étend aux contreforts des montagnes voisines jusqu'à l'étage des pelouses dépourvues d'arbres.*

LES GYMNOSPERMES

Les Gymnospermes (des mots grecs γυμνός, nu, et σπέρμα, graine) sont une importante division des Spermaphytes, plantes à graines, qui eurent leur période de prospérité lors des ères passées; elles sont représentées aujourd'hui par environ sept cents espèces.

Beaucoup de celles-ci sont des plantes sociales, constituant des forêts étendues, parfois monospécifiques, aussi l'importance des Gymnospermes est-elle bien supérieure à ce que l'on pourrait penser en voyant le nombre de leurs espèces, somme toute assez modeste, tout au moins par rapport aux Angiospermes.

Au Mésozoïque, elles constituèrent la végétation dominante, précédant les Angiospermes, qui sont, en revanche, les plus répandues actuellement. On connaît d'innombrables fossiles de Gymnospermes, et des ordres entiers qui leur appartiennent sont aujourd'hui éteints. Qu'il s'agisse des espèces disparues ou vivantes, ce sont des formes ligneuses, souvent à tronc élevé (très rarement des lianes), et en général de grande longévité. Ce groupe est intermédiaire entre les Ptéridophytes et les Angiospermes; en effet, les plus primitives ont encore, comme les premières, une fécondation zoïdogame (gamètes nageurs des Cycadales, des Ginkyoales), alors que les plus spécialisées (Gnétales) se rapprochent, tout au moins morphologiquement, des secondes.

La graine et la reproduction

Les ovules nus des Gymnospermes sont situés soit sur des feuilles fertiles ou mégasporophylles (Ptéridospermales, Cycadales), soit sur des écailles séminales de nature complexe (Coniférales), soit même sur des axes spécialisés (Bennettitales, Taxales). Ils sont à l'origine de graines elles-mêmes nues. A la différence des Angiospermes, il n'existe pas d'ovaire, et partant pas de fruit véritable, mais divers mécanismes de protection peuvent éventuellement en tenir lieu : écailles interséminales, écailles séminales développées au cours de la maturation, arilles.

L'ovule abrite un gamétophyte femelle porteur d'archégones comme chez les Ptéridophytes, mais qui, plus réduit que chez ces dernières, demeure entièrement dépendant de la plante mère, et se transformera dans la graine en un tissu de réserve, l'endosperme. Chez les Angiospermes, ce prothalle est par contre extrêmement réduit et a disparu dans la graine, qui édifie ses réserves par d'autres procédés.

Chez les Gymnospermes les plus primitives le développement du prothalle et l'accumulation des réserves se font bien avant la fécondation et indépendamment de celle-ci. L'ovule non fécondé a l'aspect d'une graine. Chez les formes les plus évoluées, la fécondation est le préalable nécessaire à ces phénomènes. Certains auteurs se sont fondés sur ce caractère pour introduire chez les Gymnospermes une coupure systématique importante opposant les Préspermaphytes ou Préphanérogames aux Spermaphytes vrais. Il s'agit d'un niveau d'évolution de même nature que celui qui oppose, chez les Vertébrés, les ovipares aux vivipares.

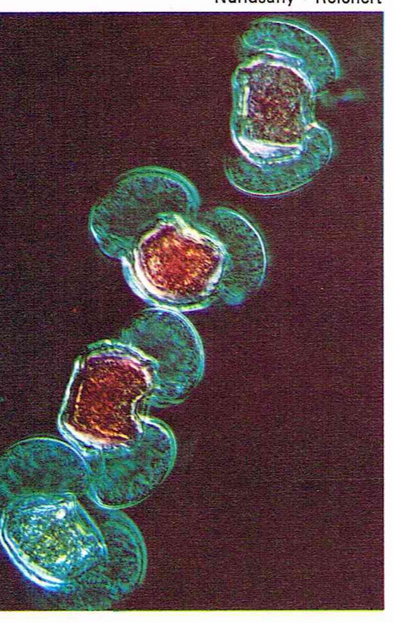
Les grains de pollen, pluricellulaires, contiennent à maturité, c'est-à-dire immédiatement avant la fusion des gamètes, plusieurs noyaux prothalliques primitifs, sujets à une dégénérescence ultérieure, et les noyaux spermatiques qui président à la fécondation.

Le grain de pollen donne toujours une cellule végétative à noyau (noyau du tube pollinique); cette dernière cellule produit justement le tube pollinique, qui, dans certaines classes, à gamètes mobiles et ciliés, a encore des fonctions principalement de suspenseur, reste de l'appareil végétatif bien plus développé chez les Fougères. En revanche, chez les Conifères, le tube pollinique, comme chez les Angiospermes, correspond à une structure conductrice des noyaux spermatiques immobiles, jusqu'à l'oosphère.

L'appareil reproducteur

Les chatons et les strobiles formés de pièces mâles (les étamines) ou femelles (écailles séminales) en nombre indéfini représentent les « fleurs » des Gymnospermes actuelles. Ils sont normalement unisexués, avec, si l'on excepte la classe éteinte des Bennettitinées, quelques exemples de bisexualité chez les Gnétinées. Dans les

Nuridsany - Reichert



▲ *Grains de pollen de pins, pourvus de sacs aérifères, vus au microscope.*

chatons mâles, qui sont terminaux (Cupressacées) ou axillaires (Abiétacées), les étamines sont disposées en hélice ou sont verticillées sur l'axe, lequel porte souvent à la base des cataphylles. Les sacs polliniques (deux ou plusieurs) s'ouvrent par un dispositif situé dans l'exothécium (couche externe de la paroi) et non dans l'endothécium (couche interne) comme chez les Angiospermes.

Les dispositifs femelles des Gymnospermes sont variés et caractérisent chaque classe. Les Conifères en particulier possèdent des strobiles femelles, habituellement axillaires. On y voit des écailles séminales insérées à l'aisselle d'une bractée plus ou moins saillante (très visible chez le mélèze, le sapin) : la structure est donc plus celle d'une inflorescence que celle d'une fleur. Le strobile est souvent ligneux. Bractée et écaille peuvent se souder en complexe séminal (Taxodiacées, Cupressacées), et même devenir charnues (genévrier).

La pollinisation est normalement anémophile. Après la fécondation, l'embryon peut attendre, sauf chez les classes les plus primitives, à l'état de vie latente, le moment favorable pour la germination. Les graines, généralement nues, ont un tégument résistant et souvent ailé chez les Abiétacées et les Cupressacées; elles sont rarement entourées par un arille charnu *(Taxus, Torreya)*; elles constituent de faux fruits drupacés chez les Cycadales et les Ginkyoales.

La tige et les feuilles

Les tiges sont à structure eustélique, avec des formations secondaires abondantes chez les groupes phylogénétiquement les plus évolués, et il n'y a pas de vaisseaux ligneux (sauf chez les Gnétales), mais des trachéides; le phloème est constitué seulement par des vaisseaux criblés, les cellules annexes manquant; les faisceaux conducteurs sont collatéraux et ouverts. La présence de tissus sécréteurs est commune. La croissance en diamètre se fait par un cambium, selon des anneaux annuels réguliers.

La caractéristique du genre *Gnetum* et de certaines Cycadales est l'apparition de cambiums secondaires extra-fasciculaires, qui entrent en fonctionnement quand le cambium primaire cesse son activité. Les rameaux, habituellement disposés de façon régulière, prennent naissance à l'aisselle de certaines feuilles. Mais la plupart de ces dernières, dépourvues de bourgeon axillaire, sont dites à aisselle vide. Les feuilles durent habituellement pendant plus d'un cycle végétatif et ont une forme variable; en général, elles sont disposées en spirale, et rarement verticillées ou opposées. Leurs nervures ne sont pas ramifiées ou bien ont des ramifications dichotomes (elles sont réticulées seulement chez les *Gnetum*).

SYSTÉMATIQUE

Selon les conceptions les plus récentes, bien qu'elles ne soient pas encore acceptées par tous, les Gymnospermes s'insèrent, dans l'embranchement des Pteropsida, entre la division des Ptéridophytes et celle des Angiospermes. On y reconnaît trois phylums distincts, dont deux sont bien individualisés, tandis que le troisième, beaucoup plus hétérogène, est en fait très artificiel.

Cycadophytes, avec les ordres des Ptéridospermales, Cycadales, Pentoxylales, Caytoniales, Bennettitales : port arborescent, peu élevé et peu ramifié, grandes feuilles, structures femelles simples.

Coniférophytes, avec les ordres des Cordaïtales, Ginkyoales, Conifèrales, Taxales : grands arbres ramifiés, petites feuilles, structures femelles complexes.

Gnétophytes, avec les Éphédrales, Gnétales et Welwitschiales : buissons ou lianes, bois hétéroxylé, ovule protégé par une enveloppe (chlamyde).

La fécondation est le fait de noyaux inertes, sauf chez les Ptéridospermales, Cycadales, Cordaïtales et Ginkyoales que d'autre part les caractères primitifs de la graine font considérer par certains auteurs comme un groupe intermédiaire entre les Cryptogames et les Phanérogames, le groupe des Préphanérogames, ou Préspermaphytes.

Dans le présent ouvrage, nous suivrons cependant l'ordre systématique classique, qui comprend sept classes : Cycadofilicinées ou Ptéridospermes, Cycadinées, Bennettitinées, Cordaïtinées ou Cordaïtes, Ginkyoinées, Conifères, Gnétinées.

I.G.D.A.

▶ *Coupe longitudinale schématique d'un ovule de Conifère en cours de fécondation. mi = microphyle; te = tégument; tp = tube pollinique; ar = archégone; ep = endosperme; n = nucelle.*

GYMNOSPERMES

Phylums	Classes	Ordres
CYCADOPHYTES	*Ptéridospermes*	*Ptéridospermales*
		Caytoniales
	Cycadinées	*Cycadales*
	Bennettitinées	*Bennettitales*
		Pentoxylales place incertaine
CONIFÉROPHYTES	*Cordaïtes*	*Cordaïtales*
	Ginkyoinées	*Ginkyoales*
	Conifères	*Coniférales*
GNÉTOPHYTES = CHLAMYDOSPERMES	*Gnétinées*	*Éphédrales*
		Welwitschiales
		Gnétales

CYCADOFILICINÉES PTÉRIDOSPERMALES

Cette classe de plantes à forme de Fougères, connue seulement à l'état fossile, est la plus primitive parmi les Végétaux pouvant former de véritables graines. Les individus qui la composent diffèrent des Fougères, isosporées, par une hétérosporie poussée jusqu'à l'apparition d'un ovule et de grains de pollen. Par suite de ces caractères, de nombreux auteurs les considèrent comme un terme de passage entre les Fougères et les Angiospermes ; selon d'autres, on ne pourrait cependant pas mettre en évidence des liens de dérivation directe entre les Ptéridospermes et les Fougères, mais seulement chercher des ancêtres communs possibles chez les Psilophytes, ensemble fort complexe.

La classification de ce groupe est artificielle, les fossiles étant souvent incomplets ; il existe même quatre classifications différentes, dont chacune est fondée, respectivement, sur les caractères de la tige, des feuilles stériles, des inflorescences et de la graine. Ces classifications, en outre, ne peuvent pas toujours coïncider, étant donné qu'on a découvert, par exemple, pour une même espèce, selon les époques, divers organes.

Généralement de petite taille, à port de liane ou semblable à celui des Fougères arborescentes, les Ptéridospermes ont été répandues, au Paléozoïque puis au Mésozoïque, dans les deux hémisphères. Elles sont ainsi représentées du Dévonien moyen jusqu'au Crétacé, avec un apogée au Carbonifère et un déclin graduel au cours du Permien, parallèlement à une évolution du climat vers la sécheresse.

La tige des Ptéridospermes a une structure primaire stélique (protostèle ou polystèle) à laquelle s'ajoute une structure secondaire ressemblant peu à du bois secondaire ; les amples frondes à préfoliaison circinée et à ramification complexe présentent une parenté morphologique avec celles des Fougères. Les types les plus anciens possèdent des segments très divisés ; les pinnules deviennent ensuite concrescentes, pour aboutir au genre *Gigantopteris* à feuilles lobées, et enfin aux espèces du genre *Glossopteris*, caractéristiques du Carbonifère de l'hémisphère austral, dont les feuilles montrent une nervation réticulée. Il est démontré que la cuticule foliaire devait être résistante, comme celle des Gymnospermes et à la différence de celle des Fougères.

On peut observer dans la tige des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices constants. La ramification est dichotome ou, plus rarement, pseudo-dichotome. Plantes unisexuées, probablement dioïques, les Ptéridospermes portent des microsporophylles réunies en inflorescences très diverses mais ne formant, de toute façon, jamais de strobiles. Les microsporanges sont biloculaires, rarement uniloculaires, et groupés en synanges. Les grosses microspores (grains de pollen) germaient en donnant lieu, sans doute, à un prothalle produisant des anthéridies à anthérozoïdes. Le mégasporange, portant une seule mégaspore, est semblable à l'ovule des autres Gymnospermes. Dans un type ancien, mais bien connu, *Lyginopteris oldhami*, les ovules sont insérés en position sommitale sur les axes dépourvus de frondes, caractère qui — selon certains auteurs — serait un « souvenir » des rameaux sporangifères des Psilophytes ; chez des types plus récents, les ovules sont portés par des pennes à lame élargie, d'abord au sommet, puis aux bords de celles-ci ; chez les espèces permiennes, on les trouve insérés sur le rachis ou sur la lame. La pollinisation était sans doute anémophile.

Chez l'espèce citée ci-dessus, les tiges, faibles et épineuses, peut-être en forme de lianes, avaient une moelle épaisse et étaient entourées par un anneau de bois assez peu développé, renforcé par un système de fibres de sclérenchyme en réseau.

La graine, chez de nombreuses Ptéridospermes, était produite dans une cupule dont la nature est inconnue.

Par rapport aux autres groupes de Végétaux, les Ptéridospermes sont proches des Filicinées eusporangiées quant à la structure des frondes stériles et des appareils reproducteurs mâles ; elles se rapprochent des Cycadinées par leurs graines, par leurs appareils reproducteurs femelles, et par la croissance secondaire de leur tige.







Clichés C. et M.C. Nuridsany - Atlas Photo



Phases successives de la germination de la graine du pin pignon, ou pin parasol (Pinus pinea). ***Les cotylédons, fanés, sont encore visibles chez le jeune plant d'un an qui figure sur le dernier cliché.***

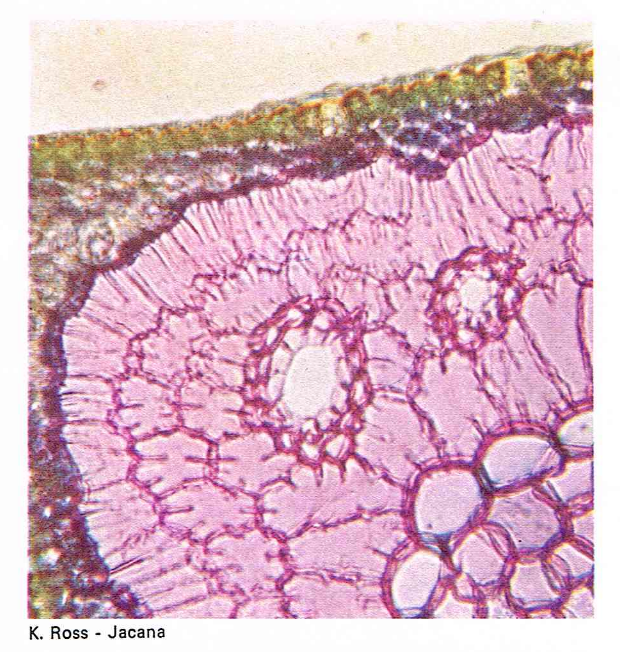
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▲ *Coupe transversale d'un strobile de* Pinus *(à gauche). Les graines sont soutenues par des écailles séminales qui s'écarteront à maturité (à droite).*



K. Ross - Jacana

Coupes, vues au microscope, d'une aiguille de pin, montrant nettement trois canaux sécréteurs, de section circulaire (à droite), et structure générale de l'aiguille (en bas).



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Au début du Mésozoïque, les Ptéridospermes se prolongent par de petites familles à caractères évolués. En particulier, les Caytoniales possédaient un feuillage composé à quatre folioles, semblable à celui des Dicotylédones, et des ovules petits, protégés dans une structure close en utricule, faisant songer à un gynécée. Aussi a-t-on pu y voir un stade pro-angiosperme, dont auraient pu dériver certaines plantes supérieures.

CYCADINÉES CYCADALES

Les représentants actuels de cette classe, uniquement tropicaux, constituent ce qui reste d'un groupe à diffusion ancienne bien plus vaste, témoignée par des fossiles datant du Mésozoïque, avec des prolongements au Jurassique et au Crétacé, époque de leur prospérité. Les Cycadales ont été ensuite présentes à l'ère tertiaire (Cénozoïque), y compris en Europe. Les espèces qui leur appartiennent ont l'aspect de palmiers et présentent aujourd'hui des aires très discontinues ; ce fait, qui indique l'ancienneté de leur origine, de même que leur organisation, les fait considérer comme des fossiles vivants.

La tige est typiquement non ramifiée, monopodique ou sympodique, couverte ou non par la base des feuilles, et en général assez peu élevée (dans certains cas, il s'agit cependant de troncs dépassant 20 m de hauteur) ; elle est parfois tubériforme et surtout souterraine *(Zamia) ;* sa croissance est lente et sa longévité importante.

Les feuilles, qui sont persistantes plusieurs années, sont grandes, pennées ou bipennées *(Bowenia),* et à préfoliaison circinée ; elles forment une touffe au sommet du tronc, où elles sont disposées en spirales très serrées. Les bourgeons et les ébauches de feuilles sont protégés par des feuilles écailleuses et laineuses.

Les appareils radicaux sont caractéristiques ; les radicelles secondaires, plusieurs fois divisées, donnent à l'ensemble un aspect coralloïde et abritent dans leur parenchyme cortical des colonies d'Algues bleues *(Nostoc, Anabaena)* et des Bactéries, en une symbiose que l'on pense liée à la fixation de l'azote atmosphérique.

La tige, qui, comme toutes les parties de la plante, est parcourue par des canaux mucifères, présente une structure secondaire et un important parenchyme médullaire souvent riche en amidon, entouré par un anneau de faisceaux conducteurs collatéraux séparés par des rayons médullaires qui arrivent jusqu'à l'écorce ; un cambium, qui peut durer toute la vie de la plante, préside à la croissance en diamètre ; lorsqu'il dégénère, il est remplacé par d'autres zones de cambium qui prennent naissance de l'écorce.

Chez les *Cycas* femelles, le sommet florifère de la tige a une croissance indéfinie, ce qui fait qu'après la floraison, il assure le développement en hauteur de la plante.

Les feuilles sont caractérisées par deux faisceaux vasculaires collatéraux ou concentriques, chaque penne étant parcourue par un seul faisceau.

Les Cycadinées sont des plantes dioïques, avec des microsporophylles et des mégasporophylles disposées diversement, mais toujours dépourvues de périanthe. Les premières constituent dans leur ensemble un strobile ; elles portent des sacs polliniques en nombre variable, épars, ou réunis en formant des sores. Les secondes sont également réunies en strobiles chez les formes les plus évoluées, alors qu'elles sont constituées par des feuilles pennées, réduites et non vertes, avec des ovules marginaux, chez les formes archaïques, comme le genre *Cycas*. Les sporophylles pennatifides, la préfoliaison circinée des feuilles, la grosseur de la moelle, la présence d'anthérozoïdes ciliés sont des caractères archaïques qui ont fait penser à une dérivation des Cycadinées (et des Bennettitinées) à partir des Ptéridospermes ; l'éloignement évolutif aurait eu lieu au Carbonifère ou au Permien.

L'ovule, chez ces plantes, est constitué par un tégument différencié en trois couches, avec un nucelle pourvu au sommet d'une chambre pollinique. Il convient de suivre dans certains détails le phénomène qui accompagne la fécondation, étant donné l'intérêt que ces Gymnospermes à organisation assez primitive revêtent pour la phylogenèse. Les grains de pollen, emportés par le vent,



Teurtroy - Jacana

◀ *Cycas revoluta, originaire du sud du Japon et de la Chine. Chez les individus femelles du genre* Cycas, *le sommet de la tige assure la croissance de la plante après la floraison.*

arrivent dans la chambre pollinique, où ils sont retenus par la sécrétion d'une gouttelette de liquide; là, ils germent en donnant un tube pollinique, lequel se fixe aux cellules voisines pour en tirer des substances nutritives en faveur du microprothalle (comme cela a lieu chez le genre *Ginkyo*); ce tube pollinique diffère dans ses fonctions de celui des Angiospermes qui sert uniquement au transfert des noyaux mâles vers l'oosphère. La cellule anthéridiale du grain de pollen donne naissance à deux anthérozoïdes ciliés (qui, par leur diamètre pouvant atteindre 0,3 mm, sont les plus gros des règnes animal et végétal), lesquels, après la dégénérescence du tube pollinique, atteignent l'oosphère en nageant dans la chambre pollinique. La fécondation se fait plusieurs mois après la pollinisation, alors que la graine est encore sur la plante mère, ou même après que la graine est tombée. Cette dernière ressemble souvent à une fausse drupe, car la partie moyenne du tégument devient ligneuse, pendant que la partie externe se fait charnue et souvent vivement colorée. L'embryon se développe avec deux cotylédons et germe presque immédiatement; la période de repos est négligeable.

Les Cycadinées vivantes comprennent neuf genres des régions tropicales des deux hémisphères, avec environ quatre-vingt-quinze espèces. *Cycas revoluta* ou sagou du Japon est originaire du Japon méridional et de la Chine du Sud-Est; *Cycas circinalis* ou sagou de la Nouvelle-Hollande se rencontre aux Philippines et en Indonésie; il fournit un aliment amylacé; les *Zamia* et les *Ceratozamia* se caractérisent par la croissance définie de leurs tiges, les *Encephalartos,* à feuilles coriaces et épineuses, par des formes dont la pollinisation est opérée par l'intermédiaire d'Insectes; *Stangeria paradoxa,* habitant le Natal, est l'unique représentant d'un genre à caractères archaïques; *Macrozamia* et *Bowenia* sont des genres australiens; *Dioon edule,* du Mexique, a de grosses graines amylacées comestibles; enfin, *Microcycas* est un genre monospécifique de Cuba.

De nombreuses espèces comme *Encephalartos horridus* (qui donne le « pain des caffres »), *Cycas revoluta,* déjà cité, et divers *Zamia, Macrozamia,* etc., sont cultivées pour l'ornementation.

BENNETTITINÉES BENNETTITALES

Cette classe, complètement disparue mais bien connue à l'état fossile, a eu une grande diffusion au Mésozoïque, dans l'hémisphère boréal, avec des milliers d'espèces. Apparue à la fin du Permien, elle représente le groupe végétal le plus important, avec les Cycadinées primitives, pendant le Trias et le Jurassique; elle s'est éteinte au Crétacé.

Il s'agissait de plantes hautes de quelques centimètres ou, le plus souvent, d'arbres de quelques mètres, qui avaient comme caractère important et nouveau, par rapport aux classes voisines des Ptéridospermes (dioïques ?) et des Cycadinées dioïques, la possession de véritables fleurs hermaphrodites; aussi de nombreux auteurs les considèrent comme des ancêtres des Angiospermes.







Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Deux représentants de la classe des Cycadinées :* Dioon edule *(à gauche) et* Encephalartos horridus *(à droite, vue partielle d'une fronde).*

Leur tige était le plus souvent simple et en forme de tonneau, mais parfois élancée et bifurquée ; elle pouvait être couverte par les parties basales des feuilles mortes et présenter des entre-nœuds raccourcis, avec une couronne apicale de très grandes feuilles pennées ; dans d'autres cas, les feuilles étaient entières, petites, à nervation réticulée.

En ce qui concerne la structure interne de la tige, eustèle à xylème endarche, on a observé un abondant parenchyme médullaire, pourvu de canaux mucifères, de grandes trachéides normalement scalariformes (spiralées dans le protoxylème), peu de bois secondaire et l'absence d'anneaux de croissance, à de rares exceptions près.

Les fleurs étaient portées en grand nombre sur les parties les plus anciennes de la tige (cauliflorie), dans la couronne foliaire, ou à l'aisselle de ramifications dichotomiques ; elles avaient parfois une taille de plusieurs centimètres, étaient sessiles ou pédonculées, bisexuées ou unisexuées, et monoïques ou dioïques. Chez de nombreuses plantes, la monocarpie devait être la règle, c'est-à-dire que les individus devaient fleurir une seule fois dans leur vie pour mourir ensuite. La fleur, hermaphrodite, particulièrement spécialisée chez le genre *Cycadeoidea*, présentait, en partant de l'extérieur : un périanthe évolué formé par plusieurs feuilles liguliformes, disposées en spirale, souvent tomenteuses ; des étamines pennées (comme chez les Ptéridospermes) en nombre élevé, enroulées vers l'intérieur dans la phase précoce (comme les jeunes frondes des Fougères) et munies chacune de nombreux synanges de microsporanges. Le gynécée se trouvait au centre de la fleur : il avait un axe court et gros, couvert de nombreux ovules longuement pédonculés, entremêlés d'écailles interséminales stériles, qui avaient pour rôle important de protéger, comme des carpelles, les ovules eux-mêmes, puis plus tard les graines ; ces dernières étaient dicotylédones. Les étamines de certaines formes unisexuées (comme les *Williamsonia*) présentaient peu de divisions, ou même aucune, et portaient un nombre moins important de sporanges. Il y avait protérandrie, les étamines arrivant à maturité quand les appareils reproducteurs femelles étaient encore juvéniles. La fécondation se faisait probablement au moyen de gamètes mâles ciliés.

CORDAITINÉES CORDAITALES

Ces Végétaux constituent un groupe fossile d'arbres sociaux qui formèrent des forêts étendues au Paléozoïque, au Dévonien supérieur et surtout à la fin du Carbonifère inférieur. La famille des Cordaïtacées *(Cordaitaceae)* eut une grande importance dans la constitution de la flore des deux hémisphères terrestres, où elle fut caractéristique des associations continentales.

Les Cordaïtes ont également fait partie de la flore du continent de Gondwana, au Permo-Carbonifère, surtout dans l'hémisphère austral ; elles subsistaient encore au Mésozoïque.

Les représentants de cette classe, qui pourrait avoir dérivé en même temps que les Cycadinées, mais indépendamment d'elles, des Psilophytes (les Ptéridophytes les plus primitives), ont été les premières plantes à fleurs qui soient apparues sur terre, et les premières formes

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▶ *Les Cycadinées présentent l'aspect de palmiers, comme l'atteste ce* Cycas revoluta, *aux feuilles pennées.*

ligneuses à bois secondaire par suite de croissance diamétrale.

Il s'agissait d'arbres mesurant jusqu'à 30 à 40 m de hauteur, et 1 à 2 m de diamètre *(Callixylon)*. La tige était ramifiée, avec des branches couvertes de feuilles coriaces, simples, parallélinerves, disposées en spirale, longues parfois de 1 m et de forme variable (lancéolées, rubaniformes, gramminiformes, acutiformes, à sommet spatulé ou aigu). La structure interne du tronc consistait en une eustèle ectophloïque, avec une grosse moelle et peu de bois, et avec des faisceaux à structure collatérale. Le bois secondaire était très développé, à peu près comme chez les Conifères d'aujourd'hui, dans la famille des Cordaïtacées. Les ponctuations des trachéides ressemblaient à celles qu'on observe actuellement dans le genre *Araucaria* des Conifères. Il n'y avait pas d'anneaux annuels : le climat était à l'époque uniformément chaud. On a observé également des tissus sécréteurs.

Le bois, même primaire, était, chez les *Cordaites*, entièrement centrifuge, comme chez les Phanérogames. La structure foliaire interne laisse supposer qu'il s'agissait de plantes à adaptation xérophile, car elles avaient des cellules épidermiques à parois assez épaisses, de même que celles de l'hypoderme, sur les deux faces de la feuille. Le caractère le plus évolué de leur histologie est la différenciation d'un tissu assimilateur à la face adaxiale, d'un tissu plus lâche à la face opposée, séparé par un tissu intermédiaire pour la conduction des produits de la photosynthèse.

Les inflorescences, alternant avec les feuilles sur la tige, étaient amentiformes, mais, en réalité, le rameau fertile était constitué par des strobiles monoïques, staminifères ou ovulifères, situés sur des rameaux séparés. La présence du cône (strobile) distingue nettement les Cordaïtes des Ptéridospermes les plus archaïques, lesquelles sont caractérisées, comme les Fougères, par la phyllosporie.

Les ovules, pédonculés ou non, aplatis, présentaient des expansions alaires plus ou moins grandes, ce qui prouve la dissémination anémochore des graines. Les grains de pollen, observés dans les chambres polliniques des ovules, contenaient encore de nombreuses cellules correspondant au prothalle ou à une anthéridie (comme chez les Ptéridospermes). Le pollen était doté de sacs aérifères, comme chez les Conifères. Étant donné qu'on n'a pas observé de tubes polliniques, alors qu'il y a une chambre pollinique dans les ovules, on a été amené à penser que la fécondation se faisait par des anthérozoïdes mobiles.

Comme les Ptéridospermes, bien qu'elles soient plus évoluées que ces dernières, les Cordaïtes ont de nombreux caractères archaïques et se situent au niveau évolutif des Préphanérogames, mais elles appartiennent au même phylum que les Conifères, avec lesquels elles ont beaucoup plus d'affinités.

On les divise en trois familles : Poroxylacées *(Poroxylaceae)* du Permo-Carbonifère de la France centrale; Pityacées *(Pityaceae)*, avec *Pitys withami*, dont on connaît un tronc de 15 m de hauteur et de 3,60 m de diamètre; Cordaïtacées *(Cordaitaceae)*, avec le genre *Cordaites*.

GINKYOINÉES GINKYOALES

L'unique représentant vivant de cette classe, *Ginkyo biloba* (nous préférons cette orthographe à celle de *Ginkgo*, qui correspond à une mauvaise traduction des idéogrammes chinois), est parvenu probablement jusqu'à nous sans changements appréciables, depuis des époques très anciennes, surtout grâce à la protection que lui a accordée l'homme. Bien qu'il en existe des forêts apparemment naturelles dans une petite zone de Chine (Tchékiang), l'espèce s'est perpétuée surtout sous forme de plantes cultivées, dans les jardins des anciens palais, monastères et lieux sacrés du bouddhisme, au Japon, en Chine et en Corée, où il semble qu'il en existe des spécimens millénaires.

C'est un arbre ramifié, mesurant jusqu'à 30 m de haut, avec un diamètre de 1,50 à 2 m au moins; les branches sont dimorphes : les unes (mésoblastes) sont brèves, densément feuillées, car leur croissance est lente, et portent des appareils reproducteurs; les autres (auxiblastes) ont un allongement plus rapide, leurs feuilles sont plus espacées.

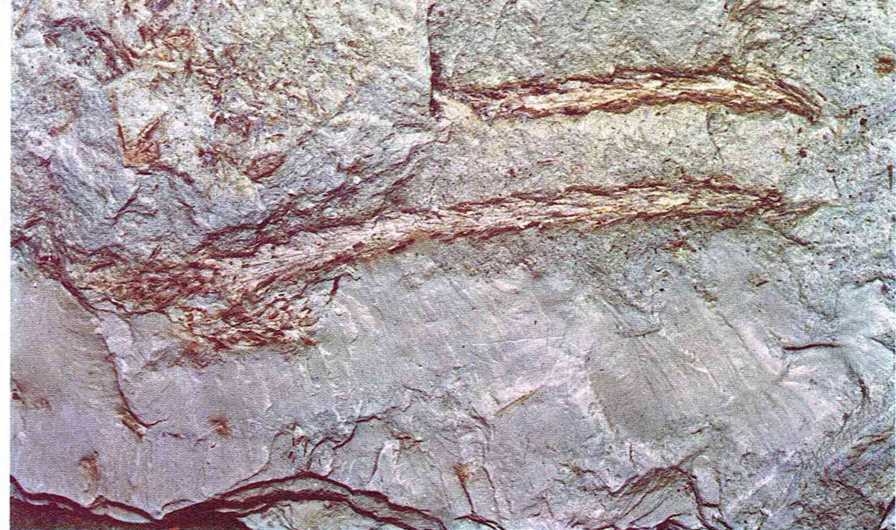
Les feuilles, en forme d'éventail (flabelliformes), sont variables quant aux incisions du bord et ont une nervation dichotome; la cuticule est peu épaisse.

La tige, eustélique, présente dans sa section une écorce assez mince, un cylindre de bois secondaire épais et compact produit par un cambium persistant, et une petite moelle; le bois primaire est endarche. Il existe des canaux résinifères dans les tissus parenchymateux. Les feuilles, ressemblant pour leur structure interne à celles des Cycadinées, ont un tissu palissadique rudimentaire, non distinct dans les branches courtes.

Ginkyo biloba est une plante dioïque, à maturité sexuelle assez tardive, les appareils reproducteurs ne devenant matures qu'après trente ans. Sur les rameaux courts, au printemps, apparaissent des chatons longs de quelques centimètres, avec des étamines à filet court et deux à sept sacs polliniques. La pollinisation est anémophile. Les pédoncules ovulifères forment des bouquets sur les mésoblastes. Les ovules ont un bourrelet basal et sont disposés par deux à l'extrémité du pédoncule commun.

Comme chez les Cycadinées, il existe chez *Ginkyo biloba* des anthérozoïdes mobiles au moyen de cils; le processus de fécondation est, à peu de chose près, identique à celui que nous avons décrit pour la classe susdite. Ici aussi, la véritable fécondation est tardive, s'accomplissant sur des graines déjà tombées, matures et apparemment complètes. On observera que les réserves de la graine sont déjà toutes contenues dans l'ovule mûr, et que la fécondation n'apporte aucun changement : le zygote se développe donc totalement aux dépens de réserves accumulées par la seule plante mère.

La graine est un pseudo-fruit drupacé, à tégument externe charnu et jaunâtre *(sarcotesta)*, malodorant, à couche moyenne durcie *(sclerotesta)* et à couche interne *(endotesta)* très fine. L'embryon a deux cotylédons



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ **Voltzia heterophylla**, ***Conifère fossile du Permien et du Trias (Kupferschiefer d'Allemagne)*** **[*Muséum d'histoire naturelle de Vérone*]**.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ **Walchia filiciformis**, ***Conifère fossile (fragment découvert en Allemagne)*** **[*Muséum d'histoire naturelle de Milan*]**.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

et un endosperme amylacé ; il manque une véritable période de quiescence de la graine.

L'étude des Ginkyoinées fossiles a abouti à la description de dix-sept genres ; de nombreuses espèces appartiennent au Mésozoïque (surtout au Jurassique) et au Cénozoïque. Les genres sont distingués en fonction des caractéristiques des feuilles, bien que l'on connaisse des organes reproducteurs mâles et femelles considérés comme des phyllites (empreintes fossiles de feuilles et d'autres parties de Végétaux).

Une telle classification est naturellement artificielle. De toute façon, les affinités communes de ces formes avec *Ginkyo* ont été prouvées par l'étude des cuticules foliaires. Parmi les plus répandus, nous citerons les genres *Ginkyo* et *Ginkyoites,* avec des feuilles plus ou moins profondément dentées ; *Baiera,* avec des divisions plus profondes ; *Czekanowska,* avec des segments filiformes.

Le genre *Baiera,* déjà connu au Permien, existe dans toutes les grandes flores du Trias et du Jurassique, avec de beaux exemplaires en Australie ainsi qu'en Afrique du Sud.

Chez *Czekanowska,* tous les segments foliaires possèdent une seule nervure, et les feuilles sont portées par des rameaux nains (brachyblastes) écailleux, par groupes d'une dizaine environ ; les cellules épidermiques sont plus étroites que chez le genre précédent. De récentes découvertes, relatives aux fructifications des *Czekanowska,* qui auraient possédé des capsules bivales, pourraient aboutir — si elles étaient confirmées — à l'exclusion du genre de cette classe.

Ginkyo est un genre de l'hémisphère boréal commun au Rhétique et au Jurassique, mais on en a trouvé dans

D. Lecourt - Jacana

La classe des Ginkyoinées ne compte qu'une espèce actuelle :* Ginkyo biloba, *représentée ici. Spécimen jeune (en haut) et bicentenaire (en bas).

la flore d'Angara et sans doute au Permien. Les *Phoenicopsis,* du début du Jurassique, ont des feuilles rubaniformes. La première Ginkyoinée d'identification certaine est *Trichopitys heteromorpha* du Permien français ; ses feuilles, longues et étroites, sont divisées dichotomiquement, et il existe à l'aisselle de certaines d'entre elles de brefs rameaux à nombreux ovules, ce qu'on peut également trouver du point de vue tératologique chez *Ginkyo.*

Il existe un *Ginkyo* dans la flore du Crétacé groënlandais, en même temps que des plantes de climat chaud (*Eucalyptus, Cinnamomum, Artocarpus,* etc.) et tempéré (*Sequoia, Cornus,* etc.) ; dans le Cénozoïque de l'Alaska, ce genre accompagne une flore de type tempéré.

Les Ginkyoinées présentent un ensemble de caractères assez archaïques, depuis les nervures ouvertes et dichotomes des feuilles comme chez certaines Fougères primitives, jusqu'aux ovules (ou macrosporanges) portés par couples à l'extrémité d'un axe, ce qui en fait presque des sporanges terminaux, comme on peut en observer chez des formes très primitives, telles les *Rhyniales* et les *Cœnoptéridales ;* le type primitif de fécondation en milieu liquide est commun avec celui des Cycadinées.

Le caractère du macrosporange pédonculé, la forme des feuilles et la fécondation par des anthérozoïdes ciliés font rapprocher les Ginkyoinées des Cordaïtinées, dont elles dériveraient. Cette différenciation aurait eu lieu il y a très longtemps, probablement au Permien, période lors de laquelle on trouve les premières Ginkyoinées.

D. Lecourt - Jacana

◄ *Les feuilles de* Ginkyo biloba, *à cuticule mince et nervation dichotome, présentent généralement sur le bord des incisions d'importance variable.*

CONIFÈRES

Il s'agit de plantes ligneuses, buissonnantes ou arborescentes, communément appelées résineux, à aiguilles ou acutifoliées, sempervirentes, sauf quelques genres, et souvent d'une grande longévité. Le tronc est habituellement unique et droit, à ramification normalement monopodiale, plus ou moins verticillé ou même à branches éparses. La cime est généralement pyramidale, mais, chez les vieux spécimens, elle tend à devenir moins régulière et à s'aplatir par le haut, par suite des faibles accroissements en longueur de l'axe principal.

Les feuilles, toujours indivises, sont en aiguilles, en écailles, en alènes ou, rarement, à large lame ; elles sont, la plupart du temps, différentes chez les formes juvéniles et adultes. Leur disposition est normalement en spirale, mais, par suite de torsion de la base, elles peuvent avoir un aspect distique ou en manchon autour du rameau sur lequel elles sont insérées ; les feuilles sont plus rarement verticillées par deux, trois ou quatre. Quand ils existent, les canaux résinifères qui traversent le mésophylle constituent des caractères spécifiques, car leur nombre et leur position sont fixes.

Les Conifères sont pour la plupart monoïques. Les étamines (microsporophylles) ont deux ou plusieurs sacs polliniques et sont groupées en chatons, isolés ou eux-mêmes disposés en inflorescences diverses. Les ovules (un à une vingtaine) sont portés par des écailles séminales à l'aisselle de bractées, en un strobile à pièces nombreuses.

Les noyaux spermatiques, inertes, sont dirigés jusqu'au col de l'archégone grâce au tube pollinique, qui perd une bonne partie des fonctions végétatives qu'il présentait chez les Ginkyoinées et les Cycadinées, acquérant des fonctions conductrices des gamètes mâles.

L'infrutescence est une « pomme » ou « pigne » (le « strobile » ou « cône », d'où le nom de Conifères) plus ou moins lignifiée ; elle devient parfois pulpeuse et prend alors l'apparence d'une baie ; chez quelques genres, il apparaît un arille charnu qui enveloppe la graine. Celle-ci est constituée par un embryon doté de deux à quinze cotylédons, entourés par un abondant endosperme ; le tégument séminal, ligneux ou cartilagineux, est épaissi et souvent muni d'une aile membraneuse facilitant la dissémination, qui, comme la pollinisation, est effectuée grâce au vent.

Le bois est homoxylé (dépourvu de vaisseaux) ; seules existent les trachéides ; celles-ci sont pourvues de ponctuations aréolées, disposées en files simples ou par paires (type abiétoïde), ou bien en files alternes étroitement serrées (type araucarioïde, considéré comme plus archaïque). Les anneaux annuels sont bien évidents, et l'on peut facilement distinguer le bois d'automne

▼ *Les graines de* Ginkyo biloba, *par leur* sarcotesta, *ressemblent à des drupes.*



D. Lecourt - Jacana

Pin pignon
Pin d'Alep
Pin sylvestre
Pin maritime
Pin mésogéen
Pin de Salzmann
Pin laricio
Pin à crochets
Épicéa
Sapin
Mélèze (Alpes)

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ ***Répartition des Conifères forestiers spontanés en France. Dans le détail, la présence des diverses essences est soumise à l'altitude, à l'exposition, à l'orientation des vallées, etc.***

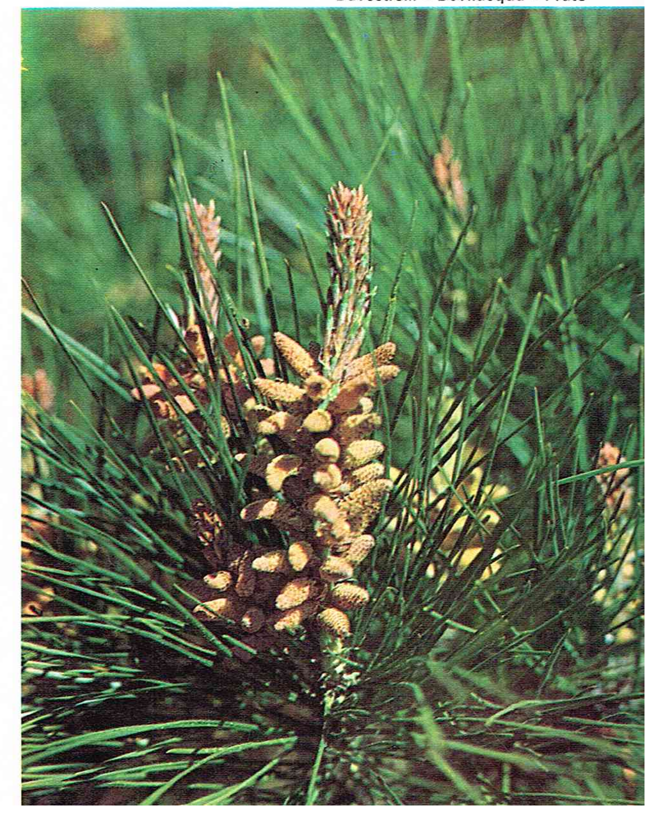
et le bois d'été chez les espèces propres aux régions tempérées; les rayons médullaires, par contre, ne sont jamais visibles à l'œil nu; les canaux résinifères, quand ils existent, sont grands et bien évidents, même sous faible grossissement.

Écologie

Les Conifères sont aussi bien répandus dans l'hémisphère septentrional que dans l'hémisphère austral (avec des genres et mêmes des familles particuliers aux deux zones); ils peuplent les milieux les plus divers. Ils sont généralement plus abondants sous les climats tempérés et froids, mais un certain nombre d'espèces sont propres aux climats subtropicaux ou même tropicaux, où, toutefois, elles ne prédominent que dans les zones montagneuses.

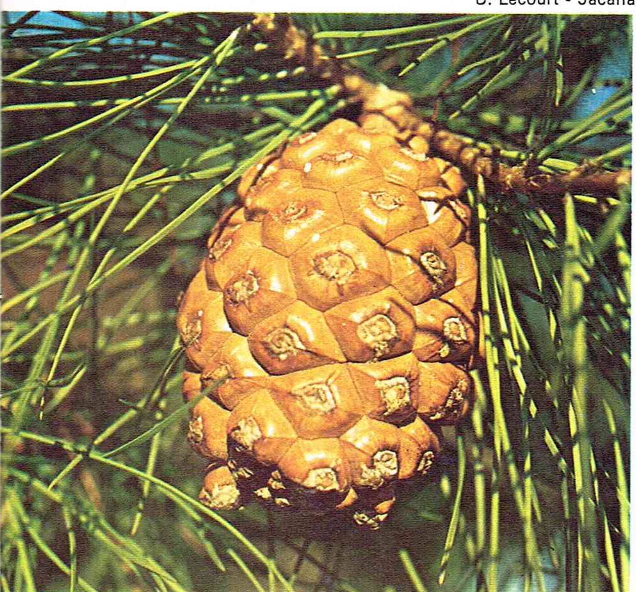
Il existe des espèces de la forêt boréale (comme l'épinette blanche du Canada, le pin de Sibérie et le mélèze de Sibérie) qui résistent à des froids très intenses et accomplissent leur cycle vital annuel en des temps très brefs (parfois seulement soixante à quatre-vingt-dix jours); d'autres, des pays chauds, n'ont au contraire pas de période d'inactivité végétative. Certaines espèces sont typiques des zones substeppiques, avec une pluviosité annuelle très faible, une insolation élevée et de forts écarts de températures (genre *Juniperus* ou genévriers, en partie).

L'épicéa de Sitka est le prototype des espèces océaniques propres aux régions à faibles variations annuelles

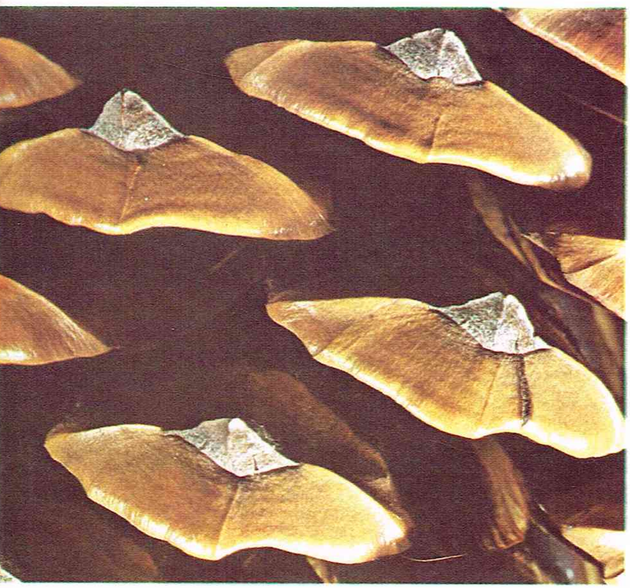


▶ ***Inflorescences de* Pinus radiata.**

D. Lecourt - Jacana



◀ ***Cône de pin parasol* (Pinus pinea).**



◀ ***Gros plan des écailles d'un cône à maturité.***

Fotogram

de température, à pluviosité élevée et à forte humidité atmosphérique. Le pin d'Alep, le pin maritime, le pin pignon du bassin méditerranéen et différents Conifères de Californie sont adaptés au climat dit justement méditerranéen, avec des hivers doux et pluvieux et des étés chauds et secs. Différents Conifères de l'Himalaya sont, en revanche, soumis à un climat de moussons.

De nombreuses espèces tropicales ou subtropicales, comme l'araucaria à feuilles étroites, le pin d'Elliott et le pin à l'encens, croissent dans des régions où les pluies sont bien réparties durant toute l'année ou sont surtout estivales. C'est le cas de l'araucaria de Cunningham, de *Cunninghamia lanceolata*, de *Pinus caribea*, de *Pinus insularis*, de *Pinus patula*.

Le record d'altitude atteinte par une plante ligneuse dans les Alpes est détenu par un Conifère arbustif : le genévrier nain, à port prostré, qui atteint sur le mont Lyskamm 3 570 m. Le mélèze d'Europe croît jusqu'à 2 200 m (avec un record de 2 660 m) et *Larix potaninii*, de Chine occidentale, monte jusqu'à 4 200 m, dans une zone qui est beaucoup plus proche de l'équateur.

En France se rencontrent une dizaine de pins, cinq genévriers, un cyprès, l'if, le sapin pectiné, l'épicéa commun et le mélèze.

Les pins sont des essences héliophiles aimant les terrains secs. Le pin d'Alep, le pin mésogéen et, dans une aire plus limitée, le pin pignon caractérisent les plaines méditerranéennes où l'on rencontre aussi le genévrier oxycèdre, celui de Phénicie et le cyprès toujours vert.

Les plaines atlantiques possèdent le pin maritime, largement répandu à partir de son aire d'origine, le Languedoc.

Le pin sylvestre des plaines de l'Europe centrale et septentrionale forme en Europe occidentale des peuplements sur les massifs montagneux, mais il a été largement introduit dans les plaines occidentales. Du groupe des pins noirs, on rencontre localement le pin laricio en Corse et le pin de Salzmann dans quelques stations des Cévennes et des Pyrénées orientales.

En altitude leur succèdent, dans l'étage montagnard et subalpin, le pin à crochets et, dans les Alpes, l'arolle ou pin cembro.

Le sapin pectiné est une essence d'ombre exigeant une assez forte pluviosité. Il occupe l'étage montagnard humide, mêlé à la limite inférieure au hêtre et, dans les Alpes, à l'épicéa qui domine vers l'étage subalpin.

On trouve enfin le mélèze dans les Alpes, au niveau de l'étage montagnard supérieur et de l'étage subalpin, où il peut se mêler à l'arolle et au pin à crochets.

Conifères fossiles

L'étude des fossiles des Conifères a fait conclure que ces plantes, outre qu'elles sont très anciennes (il en existe qu'on peut sûrement dater du Carbonifère supérieur), traversent aujourd'hui une période de grande décadence, avec ségrégation et isolement des genres monospécifiques (environ vingt) et des restants endémiques. En effet, on oppose aux quatre cents à six cents espèces actuelles (nombre variable selon les auteurs) les vingt mille espèces environ du Jurassique, période où se situe leur apogée. A cette lointaine époque, les Abiétacées étaient répandues dans tout le monde, depuis le Spitzberg dans l'hémisphère boréal jusqu'à l'Argentine et à l'Australie dans les régions australes.

Il semble que les différentes familles de Conifères aient suivi des lignes phylogénétiques indépendantes et parallèles, si l'on entend par phylogenèse la spécialisation graduelle et la diversification à partir d'une souche commune, avec ségrégation de certaines caractéristiques dans plusieurs lignées évolutives.

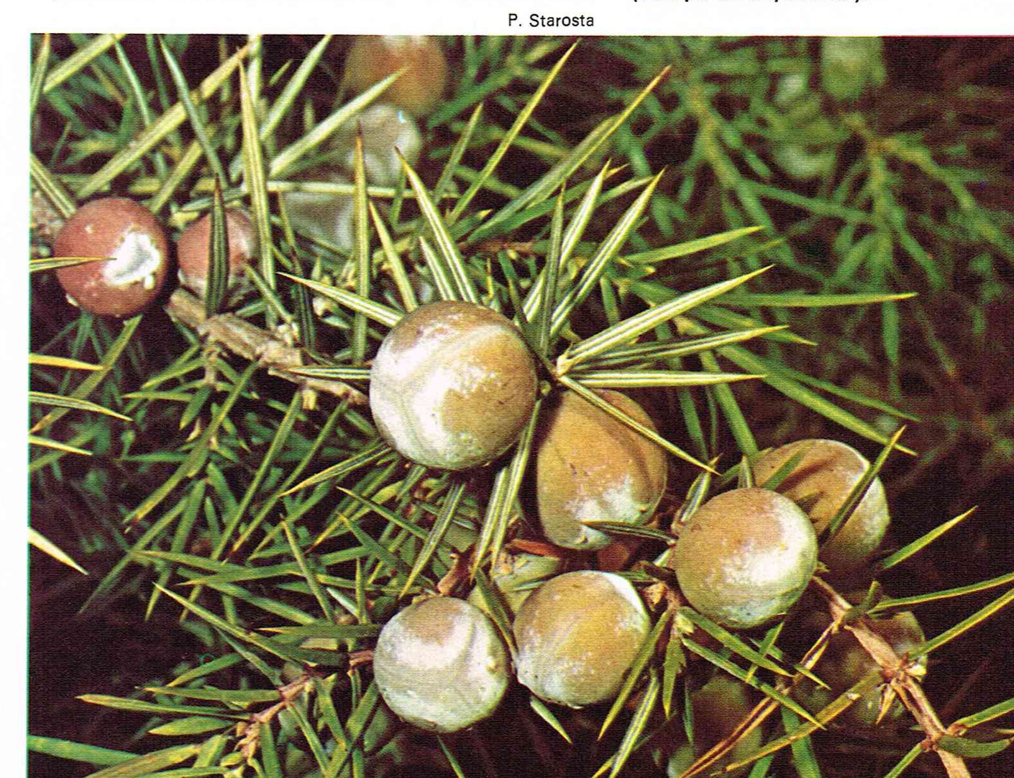
Les plus anciennes de ces plantes, les *Lebachiacées*, possédaient de nombreux traits archaïques les rapprochant des Cordaïtes.

L'origine directe des *Abiétacées* et des *Araucariacées* semble devoir être recherchée dans la famille éteinte des *Voltziacées*, qui possédaient des caractères très proches de ceux de ces deux groupes.

Il nous reste du Trias des Conifères fossiles silicifiés *(Araucarioxylon)* trouvés dans la « Petrified Forest » de l'Arizona, où les caractères du bois sont restés intacts et peuvent être étudiés en section mince. On possède de la

▼ ***Baies d'oxycèdre* (Juniperus oxycedrus).**

P. Starosta




Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ ***Les prés et pâturages de montagnes alternent, dans les Alpes, avec des forêts de Conifères.***

même période les genres *Proaraucaria* et *Pararaucaria* (araucarias primitifs) des forêts pétrifiées de la Patagonie.

Au début du Cénozoïque, on assiste à une expansion des Conifères, suivie d'une régression à la fin de l'ère. A l'Éocène et même au Miocène, on observe des phénomènes de cosmopolitisation, phase suivie par des récessions à cause de la surrection de montagnes et de la formation de déserts dans l'Amérique du Nord et du Sud, en Asie et en Afrique, et par suite des glaciations pléistocènes. Ainsi, les araucarias, qui existèrent à l'Éocène en Europe, se déplacèrent graduellement vers le sud, pour finir par se localiser dans le seul hémisphère austral. Les séquoias *(Sequoia)* étaient cosmopolites au Miocène : aujourd'hui, le genre, considéré au sens large, est réduit à deux espèces seulement, endémiques, en Californie.

Lorsque survinrent les grands changements climatiques, les Conifères disparurent sur de vastes superficies et ne subsistèrent, en tant qu'endémiques, que dans des zones particulières. De nombreux genres américains ou asiatiques ont ainsi disparu d'Europe à la suite des glaciations quaternaires *(Pseudotsuga, Sequoia)* ; cela eut sans doute lieu parce que, du fait de son ancienneté et partant de son manque de souplesse, le groupe ne put s'adapter aux nouvelles conditions du milieu.

Utilisation des Conifères

Dans l'industrie moderne, les Conifères prennent une importance de plus en plus grande, par rapport aux espèces décidues à bois dur. Mais, au sein même de la classe, certaines espèces ou « essences » ont un bois plus tendre et plus léger, d'autres en ont un plus dur et plus lourd, les utilisations variant naturellement selon les caractéristiques technologiques désirées. C'est surtout chez les spécimens résineux à bois dur que se différencie plus ou moins nettement l'aubier du duramen.

On tient compte, pour l'emploi des bois, des propriétés suivantes : poids spécifique, retrait lors du séchage, gonflement à l'humidité — ces deux dernières qualités influant beaucoup sur le vieillissement en ce qui concerne, entre autres phénomènes, le fendillement et le gauchissement éventuels après le traitement.

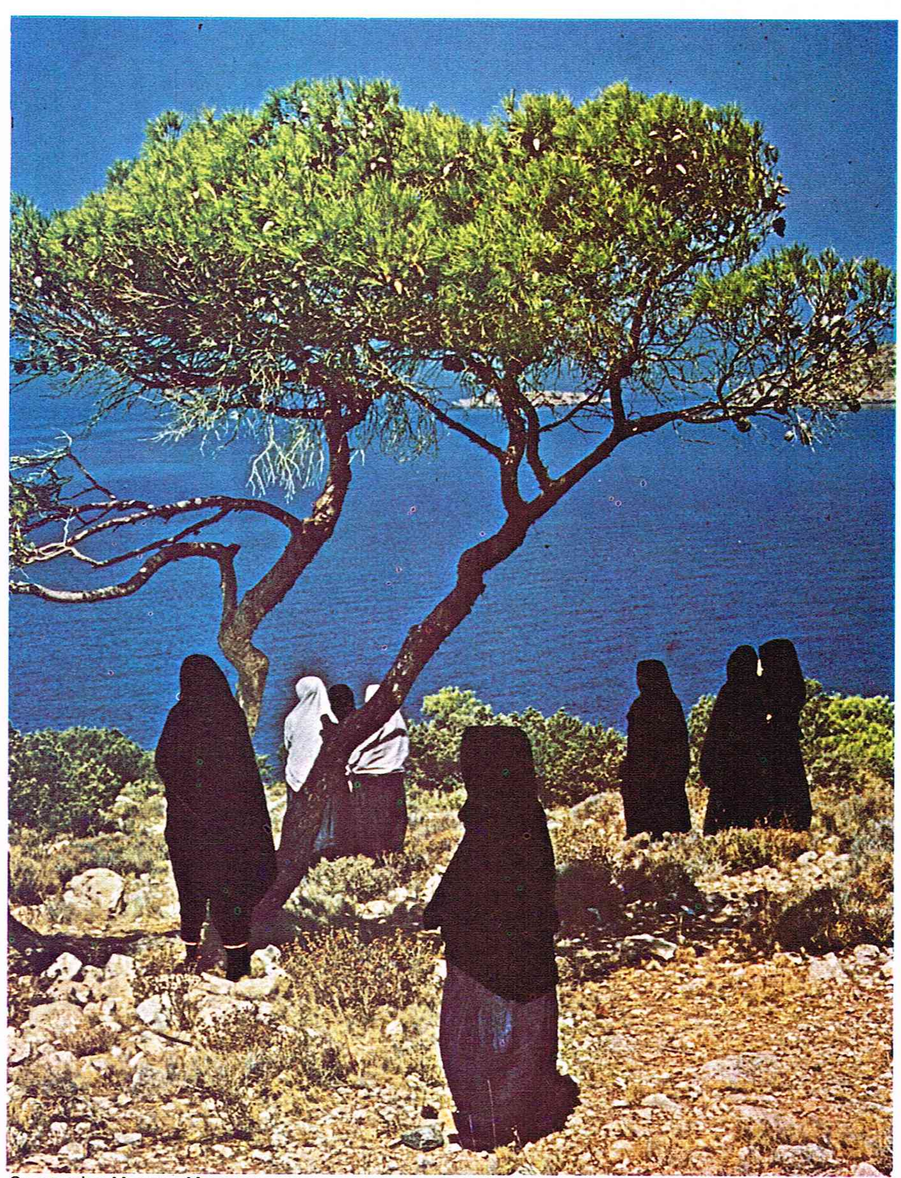
Parmi les caractéristiques de résistance mécanique (aux efforts), on s'intéresse surtout aux résistances à la traction, à la flexion, à la compression, à l'usure, à la rupture, aux frottements, etc. ; la dureté joue aussi un grand rôle.

Pour exploiter le bois, on considère non seulement ces qualités, mais aussi les possibilités économiques d'accès aux forêts, celles d'approvisionnement en quantité suffisante et, dans certaines limites, l'existence de troncs de grandes dimensions. Le bois le plus apprécié de l'Amérique du Nord pour ses utilisations très variées est le « Douglas fir », qui provient de *Pseudotsuga menziesii* ou *douglasii viridis,* et qui est largement exporté.

Pinus ponderosa ainsi que, dans le groupe des « soft pines » (pins à bois tendre), *P. strobus* (ou pin Weymouth) et ses congénères *P. monticola* et *P. lambertiana* ont d'importantes utilisations. Les « southern yellow pines » sont par contre des espèces à bois dur ; nous citerons parmi elles le véritable « pitchpin » ou « pitch pine » (dénomination commerciale européenne), bois très



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Constantine Manos - Magnum

▲ ***Les Conifères peuplent les milieux offrant des conditions de vie très variées. Ainsi, les formes du bassin méditerranéen (à droite) sont adaptées au climat alternativement chaud et sec, doux et pluvieux qui règne dans ces régions, alors que*** **Sequoia sempervirens** ***(à gauche) pousse dans les zones à brouillards fréquents de la côte pacifique de l'Amérique du Nord.***

apprécié provenant de *Pinus palustris,* et qui ne correspond pas à la même dénomination américaine, laquelle se réfère à *P. rigida,* qui est de mauvaise qualité.

En Europe centro-septentrionale, les Conifères les plus employés sont en premier lieu l'épicéa commun et le pin sylvestre, suivis de près par le sapin pectiné ou argenté *(Abies alba)* et le mélèze d'Europe. L'Asie possède l'immense réserve de la taïga sibérienne, encore à peu près intacte à cause de son accès difficile, alors que les Conifères de l'Himalaya, de la Chine et des régions voisines sont seulement utilisés localement. Les Conifères tropicaux et subtropicaux, sauf ceux du Mexique, ont une importance mineure à l'état naturel, car ils sont plus disséminés.

Les emplois du bois des Conifères sont innombrables. On s'en sert pour la construction d'édifices, d'embarcations, de ponts et de réservoirs ; on en fait des pilotis et des palissades de divers genres, des boisages de tunnels et de mines, des traverses de chemins de fer, des meubles, des planchers et des pavements, des incrustations, des revêtements intérieurs et extérieurs, des agglomérés, des panneaux de fibre, des allumettes, des caisses, des articles de menuiserie en général, des objets d'ébénisterie, etc.

Le bois des Conifères est en outre de plus en plus utilisé pour la fabrication de la pâte à papier et de la cellulose. On exploite particulièrement des essences de la forêt boréale et septentrionale, comme *Abies balsamea, Picea glauca, Picea rubens, Picea mariana, Larix laricina, Pinus banksiana* au Canada et dans le nord des États-Unis, *Picea sitchensis* et *Tsuga heterophylla* en Alaska, et *Pinus silvestris* et *Picea excelsa* en Europe centro-méridionale ; ces quatre dernières espèces donnent aussi d'importantes quantités de bois d'œuvre.

On emploie encore pour des usages spéciaux certains bois (*Picea sitchensis, Picea excelsa, Pinus lumholtzii,* etc.) ayant poussé dans des conditions particulières, par exemple pour la fabrication des instruments de musique (bois de caisses de résonance). Par ailleurs, certains bois ont un faible retrait après vieillissement et séchage ; ils peuvent alors être utilisés, comme c'est le cas pour *Pinus cembra* et *Pinus strobus,* en vue de la préparation de moules.

Les résines et oléorésines sont d'importants dérivés des Conifères ; ce sont des produits complexes, de formule chimique mal définie, qui servent pour l'extraction de la térébenthine, laquelle est employée dans l'industrie des vernis, le résidu obtenu étant la colophane.

La résine est récoltée en pratiquant des incisions sur le tronc des arbres sur pied, ou par distillation du bois (en particulier des souches). Citons l'importante production des Landes, en France, pour le pin maritime. En Espagne, on exploite beaucoup le pin d'Alep, entre autres. Aux États-Unis, on se sert de différents résineux nommés « southern pines » (*Pinus palustris, P. elliottii,* etc.), et au Mexique, de *P. oocarpa, P. tenuifolia* et *P. michoacana*. Dans la région de l'Himalaya, on tire de la résine de *P. roxburghii ;* en Asie du Sud-Est, on utilise pour cela *P. khasya* et *P. merkusii*.

On prélève des résines très appréciées et de types particuliers, appelées dans le commerce « résine de Dammara », « gomme Dammar », « kauri-copal », chez certaines

A. Perceval

▲ *L'exploitation des forêts de Conifères permet de fournir à l'industrie des bois qui sont utilisés à des fins fort diverses.*

espèces d'*Agathis* (ou *Dammara*) de la région indo-malaise.

Une autre résine, également utilisée dans l'industrie des vernis, est la sandaraque, qui exsude du tronc de *Tetraclinis (= Thuya) articulata*. L'ambre de l'Europe septentrionale est une résine fossile provenant de *Pinus succinifer*. Le baume du Canada, utilisé pour faire des préparations microscopiques et en médecine, est la résine d'*Abies balsamea*, contenue dans les vésicules de l'écorce des spécimens juvéniles.

On obtient également, par la distillation à sec des Conifères, des goudrons de bois, de l'acide acétique, des solvants organiques et de l'alcool méthylique (esprit de bois ou alcool de bois). Différentes espèces donnent des huiles essentielles utilisées en médecine, comme *Pinus mugo*, ou pin mugo, et *Pinus pumilio*, qui fournissent des terpènes, des terpinéols, etc., balsamiques. *Juniperus communis* (genévrier commun) et *Juniperus sabina* (genévrier sabine ou sabine) possèdent des baies à propriétés diurétiques; le bois de *Juniperus oxycedrus* (cade ou oxycèdre) produit l'huile de cade, servant contre certaines maladies de la peau.

On consomme, localement, les graines de Conifères, celles, notamment, de *Pinus pinea* (pin pignon), de la région méditerranéenne, de *Pinus sibirica*, des régions sibériennes, de *Pinus cembroides*, des régions substeppiques du sud des États-Unis et du Mexique septentrional, de *Pinus gerardiana*, de l'Inde, et d'*Araucaria sp. pl.*, en Australie. On emploie enfin les baies aromatiques ou galbules du genévrier commun pour fabriquer du gin et parfumer la choucroute.

Désormais, on ne tire plus de tannin des écorces de *Pinus halepensis*, *Picea excelsa*, et *Larix decidua*, qui en contiennent des quantités variant de 7 à 15 %.

Reboisement

Les Conifères sont, comme on le sait, largement utilisés pour le reboisement, en vue notamment de lutter contre l'érosion, c'est-à-dire afin de retenir la terre arable sur les pentes et de régulariser l'écoulement des eaux de ruissellement dans les endroits déclives.



Garbison - Fotogram

▶ *Récolte de la résine dans les Landes par incision des troncs.*

Page ci-contre :
▶ *Transport des grumes par flottage au Canada.*

Dans les pays pauvres en ressources forestières, les efforts de reboisement avec des essences résineuses ont porté sur de grandes étendues. Il convient toutefois de déplorer que, dans bien des cas, les critères économiques aient prévalu sur ceux de la protection de la nature. Les arbres, en général des espèces exotiques à croissance rapide, sont le plus souvent destinés à alimenter les industries du bois et du papier. Dans la plupart des pays, les cultures sont effectuées cependant de façon rationnelle (labourages préliminaires, assolements, fumure éventuelle, désherbage et fréquents éclaircissements). En tête de cette sylviculture, on trouve la République sud-africaine, la Nouvelle-Zélande, l'Australie et le Chili, et, dans une moindre mesure, l'Espagne.

Dans les pays à climat tempéré, les espèces exotiques susceptibles d'être acclimatées ont rarement une croissance rapide ; mais, les besoins en bois se faisant impérieux et les terres abandonnées par l'agriculture étant de plus en plus étendues dans certaines régions (comme l'Auvergne), les cultures de résineux deviennent pratiques courantes.

Dans les contrées méditerranéennes, les essences résineuses indigènes sont la proie facile des incendies qui ravagent les forêts. Aussi tend-on à introduire désormais des feuillus plus résistants (eucalyptus).

Le cèdre de l'Atlas *(C. atlantica)* a donné de bons résultats dans les Cévennes. *Abies concolor* est utilisable dans les montagnes arides.

Sur les montagnes moyennes et dans la plaine, de nombreuses essences, principalement nord-américaines, sont introduites avec succès : douglas vert surtout *(Pseudotsuga menziesii)* à croissance rapide, épicéa de Sitka *(Picea sitchensis), Tsuga heterophylla, Abies grandis,* cyprès de Lawson *(Chamaecyparis lawsoniana)*. Dans les régions côtières, on utilise souvent *Cupressus macrocarpa* et *Pinus insignis (radiata)*.

SYSTÉMATIQUE

Les Conifères ont été divisés en sept familles : Abiétacées (= Pinacées), Taxodiacées, Cupressacées, Taxacées, Céphalotaxacées, Araucariacées, Podocarpacées (auxquelles il faut ajouter au moins trois familles fossiles : Lebachiacées, Voltziacées et Palyssiacées).

Les plus importantes en sont, à la fois pour la diffusion et l'économie, la première et la troisième. Certains auteurs mettent à part la famille des Taxacées *(Taxaceae)* en un ordre propre.

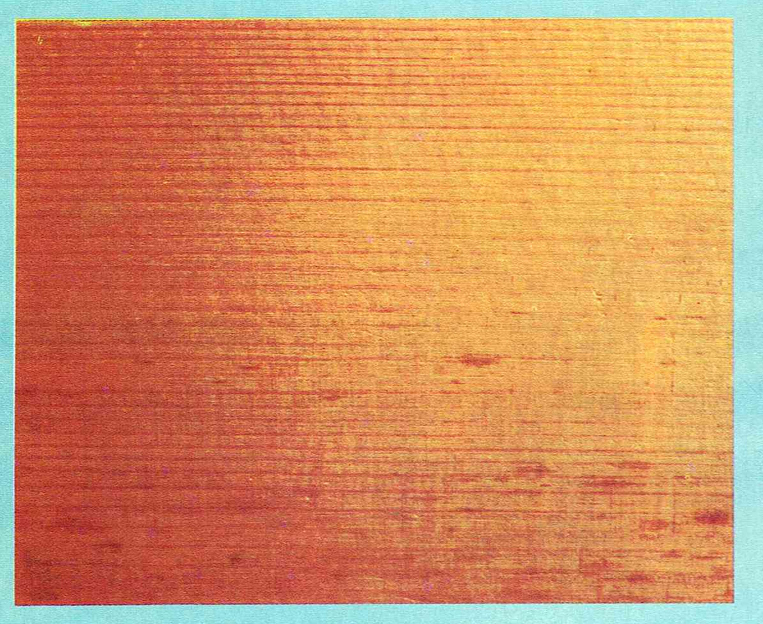
Abiétacées (Abietaceae). Cette famille comprend dix genres d'arbres dont deux seulement — *Larix* et *Pseudolarix* (les mélèzes) — possèdent des feuilles caduques ; tous habitent l'hémisphère boréal. Les ramifications latérales de ces arbres sont disposées en pseudo-verticilles, ou réparties en verticilles et, à la fois, de façon éparse, ou encore situées de manière anarchique sur le tronc. Les rameaux sont de trois sortes : longs (auxiblastes), courts (mésoblastes) et nains (brachyblastes). Les cônes, ligneux à maturité, possèdent des bractées et des écailles séparées ; ces dernières portent chacune deux ovules. La maturation des graines se fait en un, deux ou trois ans. Les genres sont les suivants : *Abies* (sapins), *Keteleeria, Cathaya, Tsuga* (tsugas), *Pseudotsuga* (douglas), *Picea* (épicéas), *Larix* et *Pseudolarix* (mélèzes), *Cedrus* (cèdres) et *Pinus* (pins).

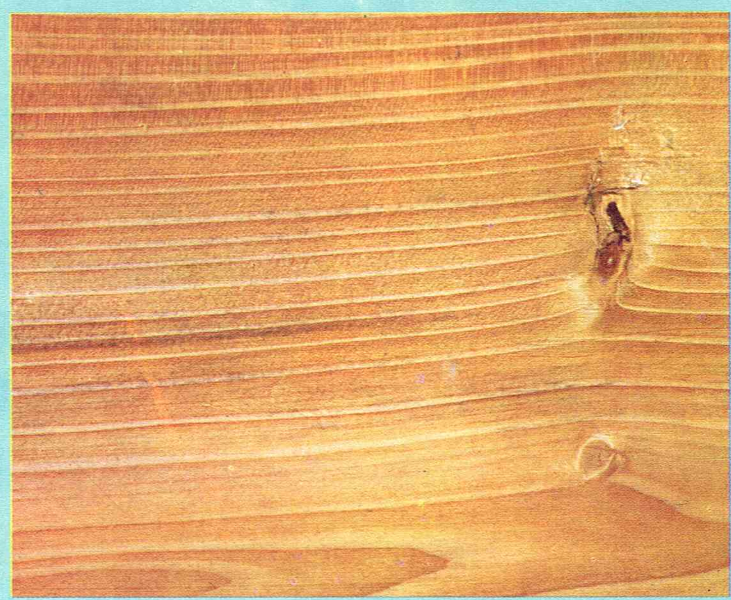
Le genre *Abies* regroupe des arbres, souvent de grande taille, répandus en plaine au nord, et sur les montagnes à climat humide et frais dans les régions méridionales. Les arbres juvéniles ont un port pyramidal, avec des branches plus ou moins régulièrement verticillées. Les feuilles peuvent être « pectinées » (subdistiques) des deux côtés des rameaux, en brosse (la partie inférieure des rameaux est alors dénudée), ou en écouvillon (tout autour des rameaux). Elles sont parcourues par deux canaux résinifères ; elles sont acutiformes, planes, à sommet obtus et tronqué ou aigu, et présentent généralement sur la face inférieure une teinte plus claire du fait de la présence de deux rangées de stomates ; elles persistent sur les branches pendant plusieurs années et y laissent, lors de leur chute, une cicatrice circulaire.

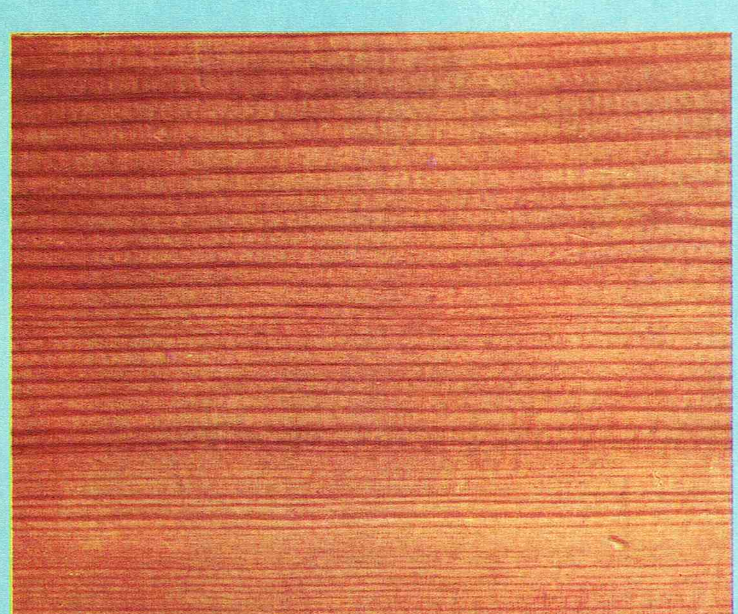
Les fleurs mâles et femelles poussent au printemps ; elles sont séparées mais sur le même pied (espèces

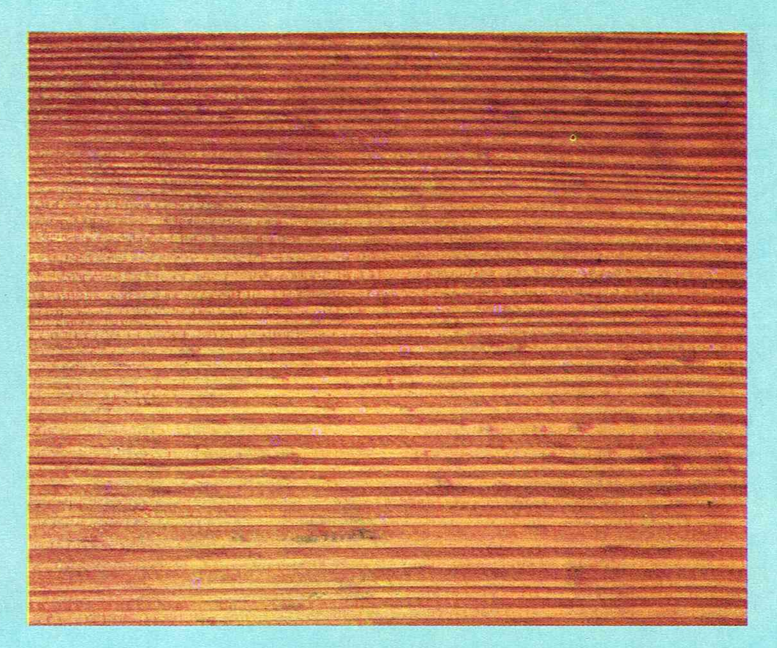


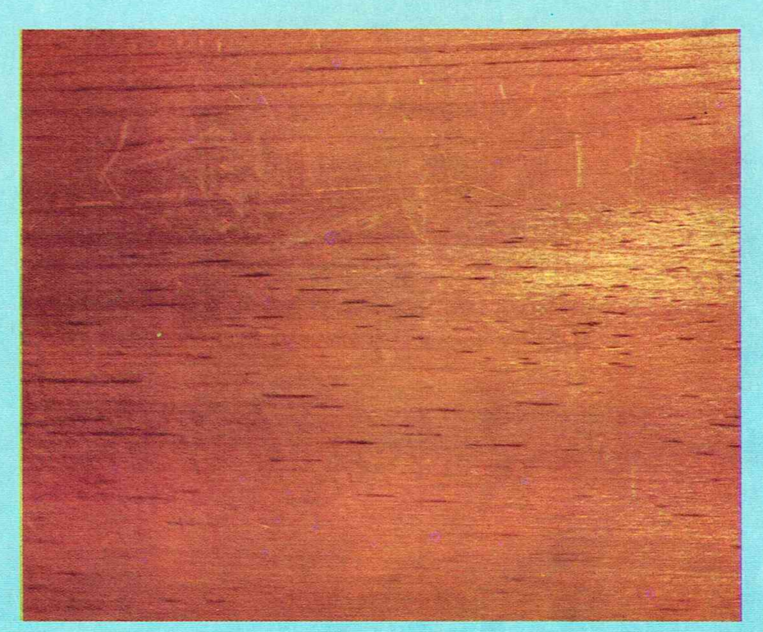
Édouard - Explorer











De gauche à droite et de haut en bas : coupes longitudinales du bois de l'épicéa commun, du sapin pectiné, du mélèze, du pin sylvestre et du pin cembro. En fonction de ses qualités technologiques, le bois de ces diverses essences trouve son usage en menuiserie et en charpenterie, ou pour la production de cellulose, de pâte à papier, d'agglomérés, etc.

monoïques). Les cônes, avec des bractées plus longues que les écailles ou cachées par elles, sont dressés et, à maturité (la première année), se désarticulent en dispersant des graines triangulaires à aile très développée. Le bois ne possède pas de canaux résinifères ; ces derniers sont, en revanche, présents dans l'écorce.

Les sapins d'Europe comprennent différentes espèces de distribution circumméditerranéenne, qui dériveraient, pense-t-on, d'un ancêtre commun ; toutes ces essences montrent des affinités indubitables, et d'ailleurs les cas d'hybridation sont fréquents dans la nature.

Le sapin pectiné ou argenté *(Abies alba = pectinata)* est un grand arbre atteignant 45 m de hauteur et 2 m de diamètre, à port élancé et conique, à ramification le plus souvent régulière et verticillée, la ramification de dernier ordre étant habituellement distique. L'écorce, gris clair, reste longtemps lisse. Ce sapin a, dans sa jeunesse, une racine pivotante, qui s'atrophie ensuite au profit de racines secondaires. Ses feuilles sont obtuses, un peu émarginées au sommet (elles sont acuminées seulement sur les rameaux d'allongement), vert foncé, glauques en dessous, à disposition pectinée sur les rameaux. Le bois, blanc jaunâtre et tendre, sert en construction (surtout hydraulique), pour la pâte à papier et la cellulose, en menuiserie ordinaire, pour les emballages, les allumettes, les panneaux d'agglomérés, la fibre de bois, etc. Cette espèce de Conifère forme des forêts pures ou bien mêlées de hêtres, ou encore d'épicéas communs dans les zones montagneuses à climat subocéanique de l'Europe centro-méridionale, entre 700 m et 1 800 m d'altitude. On rencontre cet arbre dans les Pyrénées, les Alpes (surtout orientales), le Jura, le Massif central, le nord de la France, la Forêt-Noire, les monts de Bohême, les monts Tatras, les Carpathes, les Alpes Dinariques, les monts Rhodope et l'Apennin. En plaine, il existe de petites aires relictes en France (Normandie) et en Pologne, témoignant d'une répartition autrefois plus importante.

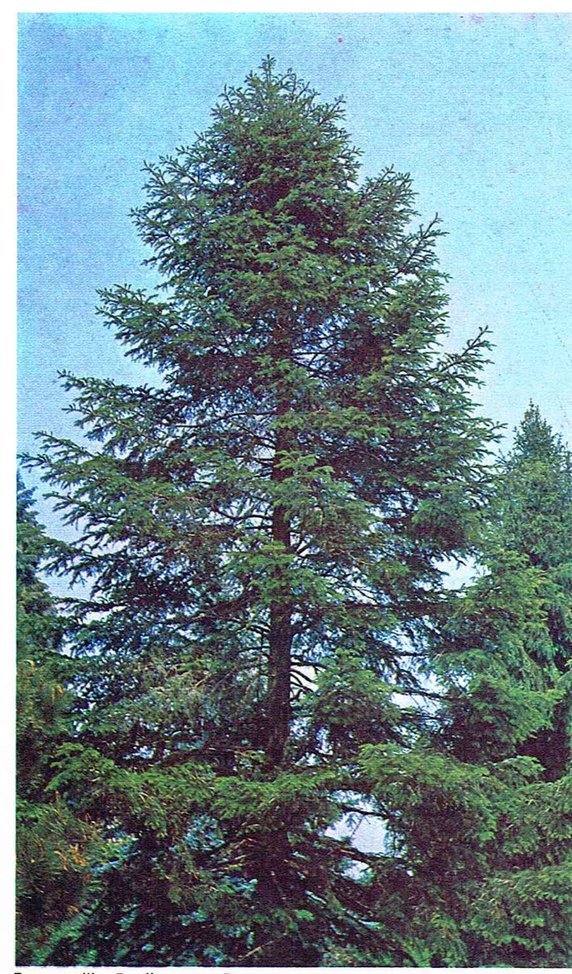
Le sapin pectiné est indifférent au substratum, qui doit être cependant bien drainé ; il aime une bonne humidité atmosphérique, des précipitations assez abondantes et un climat à amplitude thermique non excessive (il souffre des gelées tardives). Ce sapin est une essence d'ombre : de petits plants, dominés par de plus grands individus, peuvent reprendre leur croissance normale, même après une longue période d'étiolement.

Certains sapins sont endémiques de zones montagneuses méditerranéennes. L'espèce *Abies cephalonica* a une hauteur généralement inférieure au sapin pectiné dont elle se distingue facilement par ses feuilles à sommet aigu, piquantes, disposées en écouvillon ou en brosse. Ce sapin croît entre 700 m et 1 700 m dans les montagnes de la Grèce méridionale. On l'utilise avec de bons résultats pour le reboisement, sur sols calcaires, dans les régions méditerranéennes.

Le sapin du roi Boris *(Abies borisii-regis)*, vivant dans le nord de la Grèce et au sud de la Bulgarie, est probablement un hybride fixé des deux espèces précédentes, car il présente des caractères intermédiaires.

Le sapin de Nordmann *(Abies nordmanniana)* est une forme très grande, qui peut atteindre de 50 m à 60 m de hauteur. Ses feuilles sont pectinées ou en brosse, selon la position des rameaux, à sommet tronqué et émarginé, et à face inférieure blanche. Il forme des forêts très productives, sur les montagnes humides du Caucase occidental et les monts Pontiques (Turquie du Nord-Est), où il croît jusqu'à 2 000 m d'altitude. Sa diffusion était naguère beaucoup plus vaste, et sa disparition de l'Europe centrale remonte aux glaciations. Il est souvent utilisé dans les parcs à titre ornemental. En sont proches *Abies bornmulleriana* et *Abies equitrojani* (qui aurait servi à fabriquer le cheval de Troie), qui habitent le nord-ouest de la Turquie.

Le sapin de Cilicie *(Abies cilicica)* est le sapin de la Turquie méridionale (Taurus et Anti-Taurus) et de la Syrie septentrionale (Liban), dans les zones à pluviosité plus réduite et à hivers froids, entre 1 200 m et 2 000 m d'altitude. Ses feuilles sont longues et larges, disposées en brosse ou pectinées. Le sapin de Numidie *(Abies numidica)* est endémique dans une petite aire d'Algérie et appartient à la région montagneuse généralement humide sauf en été ; ses feuilles sont courtes, larges, épaisses et à sommet arrondi. Le sapin du Maroc *(Abies marocana)* est endémique dans le Rif (Maroc septentrional), comme le sapin d'Andalousie ou sapin pinsapo *(Abies pinsapo)* l'est dans certaines zones montagneuses du sud de l'Espagne. Ce dernier possède des feuilles disposées de façon caractéristique en rosettes denses, feuilles subtétragones, rigides, courtes, droites ou légèrement recourbées, un peu pointues et de couleur glauque.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ ***Les sapins pectinés* (Abies alba) *constituent, seuls ou en association avec les hêtres, de grandes forêts dans les Pyrénées et les Alpes.***

Abies nebrodensis, devenu rarissime, est propre au nord de la Sicile et est en voie d'extinction à cause des destructions qu'ont provoquées les incendies et le pacage.

On trouve sur les pentes himalayennes humides *Abies spectabilis*, à distribution surtout orientale, et *Abies pindrow* uniquement occidental. Le premier atteint des altitudes de 3 500 m à 4 200 m. et le second de 2 000 m à 3 000 m. Quand ils sont cultivés, ils sont sensibles aux gelées printanières, aux froids secs hivernaux et à la sécheresse estivale.

Le sapin de Sibérie *(Abies sibirica)* est typique de la taïga russe et sibérienne, jusqu'au lac Baïkal, en climat continental. Ses feuilles sont linéaires, molles, vert clair, forment des brosses sur les rameaux, et sont tournées vers le sommet de ceux-ci. *Abies nephrolepis* est proche du précédent mais a une distribution plus orientale (Mandchourie et Corée) comme *Abies holophylla*. Le sapin de l'île de Sakhaline *(Abies sakhalinensis)* habite les provinces maritimes de la Sibérie orientale, l'île de Sakhaline, les îles Kouriles et le nord du Japon. *Abies koreana* est un petit arbre de Corée. On trouve enfin au Japon quatre espèces de sapins : *Abies firma, A. homolepis, A. mariesii, A. veitchii ;* le premier et le dernier sont les plus notables fournisseurs de cellulose.

Les montagnes de la Chine occidentale possèdent plusieurs sapins, dont la taxonomie n'est pas encore bien fixée. On trouve, dans la zone tempérée froide de ce pays, *Abies ernestii, A. chensiensis* et *A. recurvata ;* la zone subalpine possède *A. squamata* et *A. delavayi*, ce dernier ayant une certaine importance puisqu'il est à l'origine de plusieurs sous-espèces. L'unique sapin présent à Formose est *Abies kawakami*, à l'état endémique.

En Amérique du Nord, nombreux sont les sapins spontanés qui, géographiquement, sont distribués ainsi : une espèce dans la forêt septentrionale voire boréale, une autre dans les Appalaches, et huit dans les chaînes de montagnes occidentales, plus quelques espèces mexicaines.

Abies balsamea ou baumier du Canada (sapin baumier, « balsam fir ») est le type continental américain, caractéristique de la forêt boréale canadienne, où il est mêlé à *Picea alba, Picea mariana, Picea rubens, Larix laricina, Populus tremuloides* et à divers bouleaux. Il est répandu



D. Lecourt - Jacana

D. Lecourt - Jacana



▲ *Dans le genre* Abies, *représenté en haut par* Abies nordmanniana *et en bas par* Abies pinsapo, *les cônes sont dressés.* ▼ *A maturité, les cônes d'*Abies *se désarticulent, seul subsiste leur axe central.*



C. Lemoine

de Terre-Neuve et du Labrador jusqu'au Canada occidental, avec des bois épars au nord des États-Unis. Il supporte des températures hivernales très basses et de longues périodes de gel (cent quatre-vingts à deux cent soixante-dix jours par an). Cette espèce a une faible longévité et croît sur des sols très arides du type des podzols. Ses feuilles, semblables à celles du sapin pectiné, sont grisâtres en dessous et fragiles.

Le sapin de Fraser *(Abies fraseri)* est un petit arbre endémique des Appalaches (est des États-Unis). Le sapin concolore *(Abies concolor)* croît particulièrement dans la sierra Nevada (Californie), où il peut former des forêts pures climaciques, ou s'associer à *Pinus ponderosa* et à *Pinus lambertiana,* à des altitudes variables selon la latitude ; ses feuilles, glauques sur les deux faces, en font un arbre ornemental, assez fréquemment cultivé dans les parcs. *Abies lowiana* peut atteindre 75 m de hauteur ; il est proche du précédent et distribué, outre la sierra Nevada, dans les chaînes côtières, à moindre altitude ; ses feuilles sont subdistiques, courbées vers le haut et à extrémité arrondie et un peu émarginée.

Le sapin de Vancouver *(Abies grandis)* est l'espèce qui atteint la plus grande taille (jusqu'à 90 m) lorsqu'il habite les zones humides de l'Oregon et de l'État de Washington ; il a une taille plus réduite dans les stations relativement sèches de l'Idaho. Ses feuilles, à sommet un peu arrondi et émarginé, sont pectinées. Sa croissance est rapide, ce qui le fait servir en Europe au reboisement des sols fertiles, sous le climat océanique. C'est l'un des sapins les moins tolérants à l'ombre.

Abies amabilis (dépassant 70 m de hauteur), est disséminé dans les forêts de Conifères de la région côtière de l'océan Pacifique, depuis la partie septentrionale jusqu'à l'Oregon. *Abies lasiocarpa* est un arbre de taille moyenne des montagnes Rocheuses, à vaste aire de dispersion (de l'Alaska jusqu'au Nouveau-Mexique et à l'Arizona). Il croît sous les climats froids et humides, à pluviosité variable, jusqu'en haute montagne. Sa croissance est lente. *Abies bracteata,* des chaînes côtières de la Californie centrale, a une répartition restreinte ; il est caractérisé par ses longues feuilles rigides et pointues, et par ses bractées allongées, qui donnent un aspect frisé à ses cônes.

Abies magnifica, à cime étroite et à branches très courtes, atteint 60 m de hauteur et est assez polymorphe. On le rencontre dans l'Oregon et en Californie, de 1 800 m à 3 000 m ; son bois est très apprécié. Il supporte mal l'ombre et constitue des forêts pures ou bien apparaît dans l'étage dominant s'il est mêlé à d'autres essences. Ses feuilles sont en brosse, tétragones et de couleur vert bleuté ; ses cônes sont de grande taille. Le sapin noble ou bleu, ou encore sapin de l'Oregon *(Abies procera = nobilis),* qui habite les chaînes côtières des États de Washington et de l'Oregon, en moyenne altitude, a des feuilles longues, glauques et de grands cônes ; son bois est d'un haut intérêt technologique et l'arbre lui-même est utilisé à des fins ornementales. En Europe, il a été introduit pour reboiser certaines régions.

Le principal et le mieux connu des sapins du Mexique est *Abies religiosa,* typique des montagnes humides du pays, entre 2 600 m et 3 000 m d'altitude, dans un climat plutôt froid l'hiver ; son écorce s'écaille vite, comme celle des épicéas, et ses feuilles sont subdistiques et aiguës. Le sapin du Guatemala *(Abies guatemalensis),* qui croît à plus de 3 000 m au Mexique, au Guatemala et au Honduras, a une aire plus vaste. D'autres espèces du Mexique sont endémiques dans des zones beaucoup plus restreintes.

Le genre *Keteleeria,* proche du genre *Abies,* habite les régions tempérées et chaudes de la Chine centrale et méridionale ; l'une des espèces est endémique dans la zone tropicale indochinoise. Les différences par rapport aux sapins sont les suivantes : les bourgeons ont de nombreuses écailles, qui restent, sous forme de gaines, à la base des rameaux ; les cicatrices foliaires sont également circulaires, mais un peu en saillie ; les cônes ne s'ouvrent pas à maturité. L'espèce la plus importante et en même temps la plus grande est *Keteleeria davidiana,* qui est mêlé à des feuillus toujours verts et décidus. Des auteurs chinois ont déterminé récemment un nouveau genre pour deux Conifères découverts il y a quelques années seulement : il s'agit de *Cathaya argyrophylla* et de *Cathaya nanchuanensis* (cathaya à feuilles argentées

et du Nanchuan, respectivement), de la Chine occidentale, arbres de taille moyenne, à feuilles aciculaires, ciliées au bord, et avec des cônes qui ne se désarticulent pas à maturité.

Le genre *Pseudotsuga*, distribué en Amérique du Nord et en Asie, comprend des espèces à port semblable à celui des sapins, dont elles se distinguent par leurs cônes ovoïdaux pendants et caducs et par leurs bractées longues, trifides, et toujours en saillie par rapport aux écailles; leurs feuilles sont insérées sur des coussinets légèrement en saillie.

Parmi les espèces du genre *Pseudotsuga*, la plus répandue et celle qui présente le plus d'intérêt sur le plan de la sylviculture est le douglas vert *(Pseudotsuga douglasii viridis* ou *Pseudotsuga menziesii)* ou sapin de Douglas. Elle est divisée en deux types géographiques, avec un troisième intermédiaire dans la zone de contact entre les deux, à savoir : la variété *menziesii*, la variété *glauca* et la variété *caesia;* certains auteurs considèrent ces types comme de véritables espèces, car ils couvrent des aires différentes et ont des exigences écologiques également différentes. La variété *menziesii* est un très grand arbre — seuls les séquoias le dépassent en hauteur — puisqu'il peut atteindre plus de 100 m (le record est de 115 m, avec un diamètre de 4,50 m à hauteur d'homme). Cette essence, propre aux zones côtières humides du Pacifique, de la Colombie britannique (Canada) à la Californie (États-Unis), trouve les conditions climatiques les plus favorables au nord, dans le « fog belt », où l'hygrométrie est très élevée et où les amplitudes thermiques annuelles sont faibles; là se situent les plus importants peuplements. Cette forme a une grande longévité (elle peut atteindre cinq cents à mille ans), mais est exigeante : il lui faut une pluviosité annuelle de 1 000 mm à 2 000 mm habituellement et un substrat acide profond, fertile et surtout bien drainé; au stade juvénile, ce douglas est favorisé par l'ombre, puis il devient héliophile. Au nord, on le trouve au niveau de la mer jusqu'à 700 m au maximum; en Californie, il croît entre 1 000 m et 1 800 m et se limite aux cañons et aux expositions septentrionales. On le considère comme un type subclimax, associé ou non à *Picea sitchensis, Tsuga heterophylla* et *Tsuga mertensiana*, plus ombrophiles. Au sud, on le rencontre avec *Pinus ponderosa, Pinus lambertiana, Chamaecyparis lawsoniana, Heyderia decurrens* et divers chênes. Ses principaux caractères sont : un tronc étroit, colonnaire, et une cime conique; une écorce assez épaisse, presque liégeuse, ridée longitudinalement ou formant des plaques; des branches en partie verticillées, et en partie éparses le long de l'axe; des bourgeons pointus; des feuilles droites, linéaires, à peu près distiques sur les branches stériles, à odeur de citron quand on les froisse; des vésicules de résine — dont le parfum est identique à celui des feuilles — abondantes sur l'écorce des exemplaires juvéniles; de petits cônes, à écailles fines et à bractées aussi longues ou plus longues que ces dernières, appliquées contre elles. Le bois a un aubier blanchâtre et un duramen brun-rose, une texture fine et des fibres droites; son retrait est faible, il se conserve longtemps, il est lourd et facile à travailler. Étant une espèce à croissance rapide, ce Conifère sert largement au reboisement dans les régions à climat océanique d'Europe.

La variété *glauca* est typique des montagnes Rocheuses. Elle est moins exigeante en fait d'humidité (pluviosité annuelle de 600 mm à 1 100 mm), plus résistante au froid et aux écarts de température, et peut s'adapter à des terrains pauvres et rocheux; sa croissance est assez lente. On la trouve jusqu'à 1 800 m d'altitude, de la Colombie britannique à l'Arizona et au Nouveau-Mexique, mêlée à *Larix occidentalis, Abies sp. pl., Pinus ponderosa, Picea engelmanni*, etc. Sa longévité est bien moindre que celle de la variété précédente, et elle ne dépasse pas 45 m de hauteur. Ses feuilles glauques, au moins la première année, sont disposées en brosse; ses cônes sont plus petits que ceux de la forme côtière.

Pseudotsuga macrocarpa ou douglas à grands cônes, de petite ou de moyenne taille, est une espèce vivant sous le climat sec — de type méditerranéen — qui règne au sud de la Californie; il est caractérisé par des cônes grands et allongés. Enfin, dans les forêts de pins du Mexique septentrional croissent çà et là quatre espèces de douglas, dont les aires ne sont pas encore bien connues; il s'agit de *Pseudotsuga macrolepis, P. flahaulti, P. guinieri* et *P. rehderi*.

Les espèces asiatiques du genre sont moins importantes du point de vue forestier. Nous citerons : pour la Chine, le douglas de Chine *(Pseudotsuga sinensis)*, des régions montagneuses du Sud-Ouest, et le douglas de Forrest *(P. forrestii)*, de la vallée du Mékong; pour le Japon, à faible altitude, le douglas du Japon *(P. japonica);* enfin, à Formose, le douglas de Wilson *(P. wilsoniana)*, endémique.

Le genre *Tsuga* comprend des espèces de moyenne et de grande taille, à cime pyramidale, à branches non verticillées, horizontales ou pendantes, et à rameaux principaux fins et inclinés. Les aiguilles, persistantes, sont pétiolées, aplaties, distiques ou en écouvillon, flexibles et le plus souvent arrondies au sommet. Les cônes sont petits, pendants au bout des rameaux, et mûrissent en un an; leurs écailles, fines, de consistance de cuir, sont arrondies et cachent des bractées plus courtes; les graines sont longuement ailées. La distribution de ce genre se situe en Amérique du Nord et en Asie du Sud-Ouest.

Le tsuga hétérophylle ou sapin pleureur, tsuga de l'Ouest, « hemlock », « western hemlock », « hemlock spruce » *(Tsuga heterophylla)*, est une espèce des régions pluvieuses des climats océaniques, depuis l'Alaska méridional jusqu'à la Californie septentrionale, et depuis le niveau de la mer jusqu'à 600 m d'altitude; dans les montagnes Rocheuses, il monte jusqu'à 1 800 m (record, 2 400 m). Il est le plus souvent mêlé à l'épicéa de Sitka et au douglas vert; mais il constitue aussi, surtout le long



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ ***Jeunes cônes (à gauche) et chatons mâles (à droite) d'épicéa commun*** **(Picea excelsa).**



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Chez l'épicéa commun, les cônes ne sont pas dressés, mais pendants.*

▼ *Aspect de l'écorce de l'épicéa commun.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

de la côte, des forêts monospécifiques très denses qui sont considérées comme des climax. Il atteint une hauteur assez importante (de 50 m à 65 m), avec un diamètre relativement faible (dépassant de peu 1 m). On le reconnaît à sa flèche penchée, à son écorce brun foncé, à ses rides longitudinales, à ses feuilles courtes, droites, obtuses, blanchâtres en dessous, sillonnées à la face supérieure et disposées en écouvillons. C'est l'espèce américaine du genre *Tsuga* qui a le plus d'importance du point de vue forestier.

Tsuga mertensiana (« mountain hemlock ») croît généralement à plus grande altitude, depuis la région subalpine, dans les zones humides à hivers froids de longue durée, avec d'importantes précipitations (surtout sous forme de neige). Sa distribution va de l'Alaska, où on le rencontre au niveau de la mer, jusqu'à l'Idaho et à la sierra Nevada, où il vit de 1 800 m à 3 300 m ; il atteint toujours la limite de la végétation arborescente, aussi bien au nord qu'au sud. Sa distribution coïncide nettement avec les lignes de maximum de pluviosité (en Colombie britannique, de 2 000 mm à 4 200 mm par an). C'est une essence climax, sauf dans les zones où elle est associée à *Abies amabilis;* habituellement, ce tsuga est mêlé à d'autres Conifères et supporte très bien l'ombre. Il diffère de l'espèce précédente par sa taille bien moindre (normalement, de 15 m à 30 m), son rhytidome brun rougeâtre, ses aiguilles plus longues, ses feuilles en écouvillon ou en brosse, et ses cônes plus grands.

Le tsuga du Canada *(Tsuga canadensis)* ou « eastern hemlock » représente le genre dans la partie orientale de l'Amérique du Nord ; il est distribué de la Nouvelle-Écosse et de l'aval du Saint-Laurent à la Nouvelle-Angleterre, aux Appalaches et à la région des Grands Lacs, où il constitue des forêts denses, à microclimat interne uniforme, quelle que soit la latitude de la station. Il croît dans des zones beaucoup moins pluvieuses que les précédentes espèces, mais a besoin de précipitations plus abondantes durant la période végétative. Comme les espèces déjà citées, il produit un humus très acide et croît sur des podzols. Mêlé à *Fagus americana* et *Acer saccharum* (hêtre d'Amérique et érable à sucre), il représente le climax de sa zone, tout au moins au nord, mais il est aussi aux côtés de *Pinus strobus, Betula alleghanensis, Liriodendron tulipifera,* etc. Ce tsuga, de grande longévité (on connaît un spécimen de près de mille ans), peut atteindre un diamètre de 2 m et une hauteur de plus de 45 m. Comme ses congénères, il résiste très bien à l'ombre et a une croissance lente. Ses feuilles sont subdistiques, mais celles de la partie supérieure des rameaux sont plus courtes et appliquées vers l'avant. Le tsuga de la Caroline *(Tsuga caroliniana),* répandu de la Virginie à la Géorgie, est une espèce de taille moindre.

Les espèces asiatiques du genre sont les suivantes : tsuga de Chine *(Tsuga sinensis)* et tsuga du Yunnan *(T. yunnanensis),* des montagnes de la Chine occidentale et du Sud-Ouest ; *T. diversifolia* et *T. sieboldii* du Japon ; tsuga de Formose *(T. formosana),* de l'île de Formose comme son nom l'indique ; *T. dumosa,* de l'Himalaya central et oriental.

Le genre *Picea* est l'un des plus importants que comprennent les Abiétacées, puisqu'il compte environ quarante espèces, largement distribuées dans l'hémisphère Nord. Leur port est pyramidal et leur cime pointue. Leur tronc est droit et graduellement rétréci ; leur écorce, habituellement mince, devient vite écailleuse ; leurs branches sont à la fois verticillées et disposées irrégulièrement sur le tronc ; les rameaux, souvent pendants, ont une surface rugueuse, par suite de l'existence de coussinets foliaires en saillie. Leurs feuilles, courtes et acutiformes, sont le plus souvent quadrangulaires et pointues ; elles persistent plusieurs années sur les rameaux ; leur disposition peut être en brosse, avec les aiguilles tournées vers l'extérieur, en éventail, avec la partie inférieure des rameaux dénudée, ou en rosette.

Les cônes, à la différence du genre *Abies,* sont pendants et tombent à maturité. Les écailles sont fines, rigides ou flexibles, à marges entières ou dentelées ; les bractées sont petites. Le bois est tendre, à longues fibres et à grain variable, le plus souvent blanc, peu résineux, avec une différenciation minime entre le duramen et l'aubier. Le genre est commun en plaine au nord, et dans les zones subalpines et montagneuses des régions situées plus au sud.

L'épicéa commun *(Picea excelsa)* est le plus répandu et le plus apprécié des Conifères européens. Il atteint une hauteur de 50 m. Son aire s'étend du Jura, des Alpes, de l'Europe centrale et de la Scandinavie aux Carpathes, aux Balkans, au sud de l'U.R.S.S. (on observe là des formes de transition vers *Picea obovata*). Il n'est pas spontané dans le Massif central ni dans les Pyrénées, où il a été largement planté. Son écorce brun rougeâtre se desquame en lamelles polygonales. Les rameaux sont de couleur rousse ou orangée. La cime, pyramidale et élancée, est constituée de branches légèrement inclinées vers le bas, portant des rameaux souvent pendants ; les formes colonnaires, étroites, sont généralement propres aux altitudes les plus élevées. Le tronc, peu conique, est droit. L'appareil radiculaire n'est guère important, il est en outre superficiel. Les feuilles sont légèrement recourbées, vertes, brillantes, de section rhomboïdale, pointues sans être piquantes, et couvrent les rameaux en brosse ou en éventail. Les cônes, cylindriques ou ovoïdaux, bruns, sont faits d'écailles luisantes et flexibles, souvent rhomboïdales, tronquées ou denticulées au sommet. Cette espèce, en Europe centro-méridionale, est l'un des éléments principaux des forêts de montagne, de 800 m à 1 800 m d'altitude, où la pluviosité est suffisante et où le climat est continental ; elle a donc une distribution généralement différente de celle du sapin pectiné, car elle atteint des altitudes supérieures, étant donné qu'elle résiste mieux au froid et est moins exigeante en ce qui concerne l'humidité atmosphérique ; elle pousse sur différents sols, même humides, mais préfère ceux qui sont acides et meubles. On rencontre cet épicéa à l'état pur ou mêlé aux mélèzes, au sapin pectiné, ou encore au hêtre et au pin cembro. En Europe septentrionale, et surtout en Scandinavie, il alterne à basse altitude avec le pin sylvestre, mais il se montre plus exigeant que ce dernier quant au climat et à la nature du sol. L'épicéa commun ne tolère pas l'ombre, car il est héliophile. Son bois, non différencié, résineux, blanchâtre, légèrement veiné, a un poids spécifique variable ; il est très apprécié en construction, en menuiserie, pour la fabrication de

meubles et pour la production de cellulose et de pâte à papier. C'est une très importante essence de reboisement, mais on l'emploie largement aussi à des fins ornementales ; c'est en outre l'espèce la plus utilisée comme arbre de Noël.

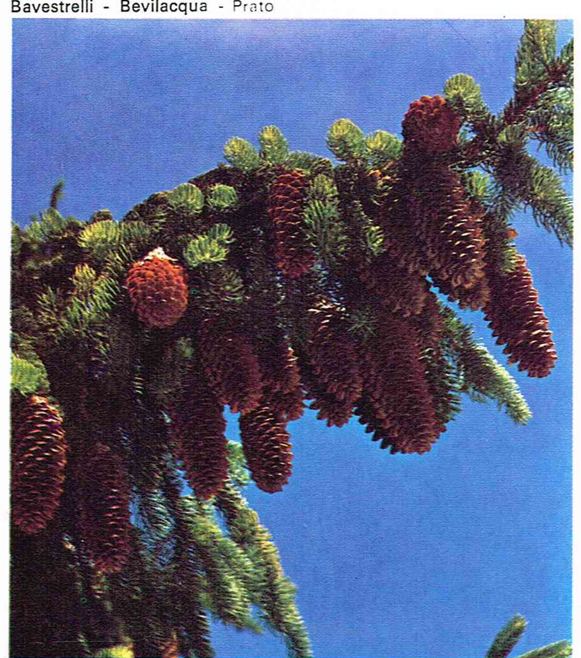
Le remplaçant oriental de *Picea excelsa* est *Picea obovata* (Laponie, Russie orientale et méridionale, Sibérie, Kamtchatka, Mandchourie), des climats fortement continentaux ; c'est l'une des principales essences de la taïga. *Picea omorica* est un intéressant héritage du Tertiaire, endémique dans la vallée de la Drina (Yougoslavie) ; il est caractérisé par sa cime peu fournie et colonnaire ; on le trouve sur sols calcaires, de 600 m à 1 400 m, même dans les zones rupestres, et dans l'aire de *Picea excelsa*.

Picea orientalis est répandu en Turquie (monts Pontiques de l'Est et Taurus) et dans le Caucase occidental, en compagnie d'*Abies nordmanniana* (sapin de Nordmann), dans des zones humides, entre 700 m et 2 100 m d'altitude. Cet arbre élevé, à ramification très régulière et à cime serrée, à courts rameaux, les plus bas arrivant jusqu'à terre, est une excellente essence ornementale, cultivée dans nos parcs.

On trouve de grandes forêts de *Picea schrenkiana* ou épicéa de Schrenk, répandu jusqu'à 3 000 m d'altitude, en Asie centrale. Les espèces himalayennes sont au nombre de deux : *Picea smithiana (= P. morinda)* et *P. spinulosa*, de grande taille ; la première a une distribution occidentale, de 2 000 m à 4 000 m d'altitude, la seconde est orientale et croît de 2 600 m à 3 000 m. Il existe en Chine occidentale de nombreuses formes de *Picea* (plus de vingt), que nous ne citerons pas ici, surtout du fait de l'incertitude de leur taxonomie. *Picea jezoensis* est une importante espèce forestière japonaise, qui a été récemment divisée en quatre espèces, de distribution différente (de la Sibérie orientale au centre du Japon). Nous citerons encore au Japon *Picea bicolor* et *P. koyamai*; on trouve, en Corée et en Mandchourie, *P. koraiensis*.

Les espèces nord-américaines ont généralement de vastes aires de distribution et sont d'un grand intérêt économique. *Picea rubens* (épinette rouge, « red spruce ») est un représentant de la forêt septentrionale ; il est répandu dans le sud du Canada et en Nouvelle-Angleterre ; on le trouve plus rarement sur les Appalaches ; il croît dans des zones humides à pluies estivales, à climat tempéré froid, et à podzol même peu épais et rocheux, jusqu'à 1 400 m d'altitude, au nord, et plus, au sud. Il est associé à *Betula lutea, Betula papyrifera, Tsuga canadensis, Acer saccharina* ou *saccharum, Fagus americana*, etc. C'est un arbre conique, à cime dense, de hauteur moyenne, et à feuilles courtes, rares et vert jaunâtre ; ses cônes sont petits.


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



◄ ***Cônes à écailles luisantes d'épicéa commun.***



C. Lemoine

▲ ***L'épicéa commun, quoiqu'il pousse sur des sols bien différents, préfère néanmoins les milieux acides et meubles.***

L'épinette blanche du Canada (*Picea alba* ou *canadensis* ou encore *glauca*, « white spruce ») est distribuée presque d'une côte à l'autre. Cet arbre est caractéristique de la forêt boréale, depuis l'Alaska jusqu'à l'Atlantique et aux Grands Lacs. Espèce continentale, il supporte des températures hivernales très basses, a des périodes végétatives très brèves, et croît dans des zones semi-arides sur sols podzoliques, acides ou même légèrement alcalins, mal drainés à l'occasion, au nord de la zone du permafrost (sol gelé perpétuellement à une certaine profondeur). Son altitude maximale est, dans les montagnes Rocheuses, de 1 500 m. On le trouve souvent seul, mais il s'associe aussi à différents bouleaux et à *Populus tremuloides, Abies balsamea, Picea mariana, Larix laricina*. Son écorce a de petites écailles cendrées ; ses branches inférieures sont pendantes, alors que les autres sont relevées ; ses feuilles sont courtes, vert glauque, d'odeur fétide et en rosettes ; ses cônes sont petits, obtus, et possèdent peu d'écailles.

L'aire de l'épinette noire ou « black spruce » *(Picea mariana)* coïncide plus ou moins avec celle de l'espèce précédente. Moins exigeant que l'épinette blanche, ce Conifère s'adapte à des sols anormaux, très chargés en matières organiques et tourbeux, ainsi qu'à des zones paludéennes, où son port est cependant dégénéré et où sa croissance est très lente ; au nord et à l'ouest, il vit également dans des zones rocheuses. Ses sols sont des podzols souvent très imbibés et acides (pH 3,5 à 4,5) ou neutres. L'épinette noire est associée aux espèces

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▲ *Rameaux débourrants chez* Picea pungens, *variété* moerheimii. *Les écailles des bourgeons se sont écartées avant de tomber.*

de la forêt septentrionale et boréale (y compris au pin de Banks) ; on la rencontre rarement au-delà de 800 m à 1 000 m d'altitude. Elle peut atteindre 30 m de hauteur, mais sa taille est habituellement inférieure, et son diamètre est faible. Ses branches, brèves, forment une cime étroite. Ses feuilles, quadrangulaires, assez courtes, aiguës, vert bleuâtre, sont disposées en brosse ; ses cônes, petits, persistent longtemps sur les branches et sont formés d'écailles rigides, largement ovales.

La plus importante espèce du genre *Picea* des montagnes Rocheuses est l'épicéa d'Engelmann *(Picea engelmanni)*, élément continental de montagne, à aire continue au Canada, plus fragmentée aux États-Unis, avec des pointes jusqu'aux régions méridionales. Cet épicéa croît sous un climat froid et humide, jusqu'à la limite de la végétation arborescente ; au nord, il atteint de 300 m à 1 200 m d'altitude, et, au sud, de 2 400 m à 3 600 m (record, 4 000 m) ; il forme des forêts avec *Abies lasiocarpa* et avec de nombreux autres Conifères. De croissance lente, il a une grande longévité (on connaît des exemplaires de plus de cinq cents ans) et atteint une taille importante (jusqu'à 45 m). Sa cime est restreinte. Ses feuilles sont vert grisâtre ou vert bleuâtre, flexibles, d'odeur fétide quand on les froisse et disposées en brosse ; les cônes sont petits.

L'épicéa piquant ou du Colorado, ou encore épicéa bleu *(Picea pungens)* est une espèce plus xérophile. Il est distribué dans les montagnes, du Wyoming au Nouveau-Mexique, à l'Utah et à l'Arizona (de 1 800 m à 3 300 m d'altitude). Il est caractérisé par ses feuilles épaisses, rigides, courbées, piquantes, de couleur vert clair à vert glauque. On en a sélectionné plusieurs variétés ornementales. *Picea chihuahuana*, des forêts mixtes de pins du Mexique septentrional, est l'espèce américaine dont l'aire est le plus méridionale.

L'épicéa de Sitka ou « Sitka spruce » *(Picea sitchensis)* est le plus grand (il atteint jusqu'à 85 m de hauteur) et aussi le plus important du point de vue forestier. Sa distribution est nettement côtière, de l'Alaska du Nord — où il peut avoir un port quelque peu buissonnant — jusqu'à la Californie du Nord, en passant par son habitat optimal (côtes de la Colombie britannique et de l'État de Washington). Au sud, cette espèce est limitée aux sols alluvionnaires plus frais. Dans sa zone de végétation optimale, le climat est strictement océanique, très humide (précipitations et nébulosité élevées), à faibles amplitudes thermiques saisonnières et à gelées courtes.

Cette essence est soit exclusive, soit associée au tsuga hétérophylle ; ombrophile, elle est remplacée dans les zones plus sèches par le douglas vert. *Picea sitchensis* croît sur sols acides, bien drainés, à épaisse couverture d'humus, du niveau de la mer à 500-900 m d'altitude. C'est un arbre majestueux, à base développée, et à écorce brun rougeâtre à écailles relevées aux bords ; ses feuilles sont rigides, fines, vertes, piquantes, disposées en brosse ou en éventail ; ses cônes sont cylindriques, avec des écailles rhomboïdales, papyracées, à bords tronqués, denticulées. Par suite de sa croissance rapide, on l'emploie beaucoup pour le reboisement des régions à climat océanique d'Europe (Bretagne, Grande-Bretagne).

L'épicéa de Brewer *(Picea breweriana)* est une espèce rare des monts Siskiyou de la Californie et de l'Oregon.

Le genre *Larix*, ou mélèze, est le plus important et le plus répandu des Conifères à feuilles caduques ; il est largement représenté dans les zones tempérées et tempérées froides d'Europe, d'Asie et d'Amérique du Nord par une dizaine d'espèces. Sa silhouette est peu fournie ; sa ramification est horizontale, disposée irrégulièrement sur un gros tronc droit, qui devient conique en vieillissant. L'écorce est d'abord écailleuse, puis épaisse et fissurée chez les spécimens âgés. Les rameaux d'allongement sont cannelés, par suite de la présence des bases foliaires après la chute des feuilles. Sur les mésoblastes, les aiguilles, disposées en spirale comme sur les auxiblastes,

D. Lecourt - Jacana

▶ *Diverses variétés d'épicéa du Colorado, ou épicéa bleu* (Picea pungens), *sont utilisées pour leur valeur ornementale.*

sont si rapprochées qu'elles semblent insérées en rosettes ou en touffes. Les feuilles, courtes, sont fines, carénées seulement à la face inférieure ou sur les deux faces, molles, vertes, mais d'un jaune doré avant la chute automnale. Les inflorescences mâles et femelles naissent avant la sortie des feuilles, au printemps, sur le même arbre ; les femelles ont des bractées souvent vivement colorées. Les cônes sont généralement de petite taille, mûrissent la première année, mais persistent indéfiniment sur les branches. Le bois est dur et lourd, avec un duramen rougeâtre ou brun, et un aubier peu développé et jaunâtre. Les mélèzes sont tous colonisateurs et héliophiles.

Le mélèze d'Europe *(Larix decidua = europaea)* peut atteindre 40 m de hauteur pour 2 m de diamètre, au maximum. Ses ramifications primaires sont grosses, et les secondaires fines, flexibles et pendantes, ce qui constitue dans l'ensemble une silhouette légère, conique, puis pyramidale. Le rhytidome, crêpelé, grisâtre en surface et rougeâtre dans ses fissures, devient avec le temps épais et presque subéreux. Les aiguilles, de consistance herbacée, sont rhomboïdales sur les mésoblastes et plus aplaties sur les auxiblastes. Le mélèze atteint normalement dans les Alpes la limite de la végétation arborescente ; il s'agit alors d'arbres isolés, avec un axe trapu, irrégulièrement ramifié, tronqué, à cause des mauvaises conditions ambiantes ; sur les pentes raides, le tronc est souvent incurvé en sabre à la base, sous l'effet de la neige. Les inflorescences femelles sont de couleur carminée et donnent des cônes ligneux ovoïdaux, à écailles assez fines, ovales, à bords arrondis ou anguleux. Le système radiculaire, à la différence de celui de l'épicéa commun, est robuste et foisonnant, ce qui permet à l'espèce de s'installer sur les rocailles et les terrains d'éboulis et découverts. Le mélèze est indifférent à la nature du substratum, mais il faut que le sol soit bien drainé. Par suite, et du fait de son peu d'exigence quant à l'humidité et la température, il est répandu de préférence dans des stations à climat continental sec ; il abonde avec le pin cembro et même avec le pin à crochets à l'étage subalpin, et avec l'épicéa commun ou le pin sylvestre, plus bas, dans les Alpes. Il existe quatre grands centres de végétation du mélèze d'Europe : les Alpes, les monts des Sudètes (var. *sudetica*), les Carpathes (var. *carpatica*) et la Pologne (var. *polonica*).

Le bois du mélèze de haute montagne, de qualité semblable au pitchpin, est lourd, compact, homogène, à veines marquées, très résineux, à fibres droites ; son duramen est bien développé, de couleur rose ou pourprée, et son aubier est jaunâtre. Ses qualités de résistance aux efforts et à l'usure ainsi que sa bonne conservation le recommandent pour les constructions lourdes, ponts, travaux maritimes, fondations, huisseries, meubles et palissades. Les planches en mélèze se distinguent aisément de celles du pin : chez les premières, les nœuds des branches sont épars sur la surface, alors que, chez les secondes, ils sont disposés régulièrement.

Le mélèze de Sibérie *(Larix sibirica)* est proche du mélèze d'Europe (il s'en est peut-être différencié après la récession des glaciers quaternaires), mais ses feuilles sont plus fines et les écailles des cônes quadrangulaires. On le rencontre en Russie nord-orientale et en Sibérie occidentale, dans des régions aux hivers longs, aux étés chauds et aux saisons intermédiaires très courtes. En Sibérie orientale, cette essence est remplacée par *Larix gmelini (= L. dahurica)*, encore plus résistant aux grands froids, qui est dans cette zone le principal composant des forêts de résineux de la taïga ; avec trois sous-espèces dont les aires sont différentes, il occupe également le Kamtchatka, l'île de Sakhaline, les îles Kouriles et la Mandchourie.

L'unique mélèze himalayen (Himalaya central et oriental) est *Larix griffithii* ou mélèze de Griffith, à grands cônes allongés, avec des bractées très saillantes et recourbées. Il peuple les pâturages et les moraines, mêlé à *Pinus*

P. Starosta



Ruffier-Lanche - Jacana



▼ ***Aspect général (à gauche) et vue détaillée (à droite) de l'espèce*** **Larix decidua = europaea,** ***ou mélèze d'Europe.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ ***Dans les Alpes, les mélèzes atteignent la limite du peuplement arborescent. Ce sont des Conifères à feuilles caduques.***

griffithii, ou bien se trouve par groupes parmi les rhododendrons. En Chine occidentale, on trouve *Larix potaninii,* espèce subalpine, avec l'espèce proche *Larix mastersiana.*

Malgré son aire d'origine restreinte, le plus important mélèze exotique est le mélèze du Japon *(Larix leptolepis)*; il est très exploité dans son pays d'origine et dans les régions océaniques d'Europe pour le reboisement, par suite de sa rapide croissance les premières années. Cet arbre a besoin de pluies abondantes, d'une bonne humidité atmosphérique et de sols légers. Il diffère de l'espèce européenne par ses branches plus longues et plus grosses, et ses jeunes rameaux rosés et non jaunâtres; par ailleurs, ses cônes sont en forme de rose, avec des écailles émarginées, retournées en dehors à l'extrémité; ses feuilles, enfin, sont glauques. Dans sa région d'origine (île de Hondo), il croît entre 1 200 m et 2 400 m d'altitude, seul ou mêlé à *Abies homolepis, Abies veitchii, Picea hondoensis* et *Tsuga diversifolia.* Avec le mélèze d'Europe, il a donné un hybride *(Larix eurolepis)* très employé.

Les espèces nord-américaines sont au nombre de trois, dont la plus répandue est *Larix laricina,* ayant une aire semblable à celle de *Picea mariana* et de *Picea glauca,* auxquels elle est associée. Ce Conifère a une faible longévité, il est de taille moyenne et croît rapidement au début. Sa silhouette est colonnaire. Son écorce brun rougeâtre reste longtemps écailleuse. Ses branches sont fines et courtes, ses feuilles vert jaunâtre. Ses cônes enfin sont petits, oblongs, avec un nombre restreint d'écailles arrondies et émarginées. *Larix laricina* pousse sur des terrains rocheux, dans les tourbières et les marécages à sphaignes, surtout au sud, où il réussit à bien s'implanter. En outre, il résiste sans dommages à de brèves inondations. Il ne dépasse pas 500 m à 1 200 m d'altitude, selon les zones.

Larix occidentalis, de haute taille (jusqu'à 60 m), habite les montagnes Rocheuses, le Canada, ainsi que les États de Washington, de l'Oregon, de l'Idaho et du Montana, entre 600 m et 2 200 m. C'est un arbre de grande longévité (il vit de sept cents à neuf cents ans), avec des aiguilles de section trigone, linéaires, assez éparses. Son rhytidome est gris-brun, puis de couleur cannelle chez les vieux individus. Ses cônes ont de nombreuses écailles entières ou denticulées, qui s'élargissent à maturité, et des bractées saillantes. Il croît sur les podzols, sous climat tempéré froid et sec. Colonisateur après les incendies forestiers, il forme des forêts stables, seul ou mêlé à *Pseudotsuga menziesii, Abies grandis, Pinus monticola,* etc. Quant à *Larix lyallii,* dont l'aire se limite aux Cascade Mountains et aux montagnes Rocheuses, il est proche du *L. potaninii* asiatique.

Le genre *Pseudolarix* est représenté par *Pseudolarix kaempferi (= amabilis)* ou mélèze doré de la Chine, originaire du nord-est de la Chine, qui possède des feuilles caduques, larges et longues, glauques en dessous; cet arbre est proche des *Larix,* mais ses cônes se désarticulent à maturité; c'est une espèce de climat humide et à hiver tempéré.

Les cèdres, appartenant au genre *Cedrus,* sont des arbres de moyenne et de grande taille, à gros tronc conique, et à cime élargie, pyramidale, globuleuse ou tabulaire. Les feuilles, persistantes, sont disposées comme chez les *Larix.* La floraison est automnale; les cônes, de forme cylindrique, se désarticulent à maturité, deux à trois ans après la floraison. Les *Cedrus,* très répandus au Tertiaire, ont actuellement une distribution méditerranéo-himalayenne. Le bois de ces essences est moyennement lourd, parfumé, coloré, facile à travailler.

Le cèdre de l'Atlas *(Cedrus atlantica)* est une espèce nord-africaine à silhouette pyramidale fournie. Il est souvent de couleur générale glauque. Sa cime est dressée. Ses aiguilles, rigides, sont de longueur moyenne. Il est largement répandu dans le Rif, le Moyen Atlas et le Grand Atlas, entre 1 400 m et 2 200 m d'altitude, sous un climat humide ou semi-aride; il succède en altitude au chêne vert et est mêlé localement à *Juniperus phoenicea* et *J. thurifera.* On l'utilise pour le reboisement dans les régions méditerranéennes; il est recherché pour l'ornementation des parcs, surtout sous sa variété *glauca.*

Le cèdre du Liban *(Cedrus libani)* est celui qui est cité dans la Bible. Il a aujourd'hui presque disparu de la chaîne du Liban; il est répandu en Anatolie méridionale (Taurus et Anti-Taurus), entre 1 250 m et 2 000 m d'altitude, où il habite en compagnie d'*Abies cilicica* (à l'ouest) ou de *Pinus nigra pallasiana* et de divers genévriers au-dessus de la zone de végétation arborescente. Il

◀ ***Cèdres du Liban*** (Cedrus libani). ***Chez les spécimens âgés, la cime devient souvent tabulaire.***

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

est adapté au climat de type méditerranéen à hivers froids et à précipitations faibles. Cette essence, moins haute que la précédente, a un port dense ; elle est vert foncé et a une cime souvent typiquement tabulaire chez les spécimens adultes. Ses feuilles sont rigides et assez courtes. Cette espèce est utilisée à des fins ornementales. *Cedrus brevifolia*, ou cèdre à feuilles courtes, endémique de Chypre, en est proche.

Cedrus deodara est un très grand arbre (jusqu'à 70 m), avec des pousses secondaires et terminales pendantes et recourbées, des aiguilles assez longues, molles, vert clair, et de grands cônes arrondis. Il a une large distribution (entre 1 700 m et 3 000 m, avec pour record 3 600 m) dans l'Himalaya occidental et central ; dans cet espace vaste en latitude et en altitude, il croît sous des climats divers : à l'ouest, les hivers sont froids et les précipitations sont concentrées pendant cette période ; plus à l'est, les pluies, estivales et plus importantes, obéissent au régime des moussons, avec en outre de fortes chutes de neige hivernales (mais le froid n'est jamais intense). Selon l'altitude, ce cèdre est mêlé à différentes espèces : en moyenne altitude, à *Pinus griffithii ;* en haute altitude, à *Abies pindrow* et à *Picea smithiana ;* plus bas, à faible altitude, on le trouve aussi seul. Il est cultivé pour agrémenter les parcs et les jardins dans des régions où les hivers sont peu froids et assez humides.

Les pins *(Pinus)* sont le genre d'Abiétacées le plus riche en espèces, celles-ci sont au nombre d'environ cent vingt. On y compte des arbres à développement et à port très variés, mais tous sont caractérisés par des brachyblastes se scindant en aiguilles, courtes ou longues, isolées ou en groupes de deux-trois-quatre-cinq. Dans le groupe des pins haplostélés, les graines sont scarieuses, membraneuses et semi-transparentes, entourant à la base les faisceaux d'aiguilles, et caduques. Chez les pins diplostélés, au contraire, ces gaines sont plus ou moins persistantes. Les premiers possèdent un faisceau libéro-ligneux (sous-genre *Strobus* ou *Haploxylon*), et les seconds en possèdent deux (sous-genre *Pinus* ou *Diploxylon*).

Les pins sont monoïques ; leurs cônes mûrissent en deux ans (rarement trois) et, après leur ouverture, tombent (cônes déhiscents et caducs), ou encore restent

▼ ***Rameaux fleuris de cèdre du Liban.***



C. Nuridsany

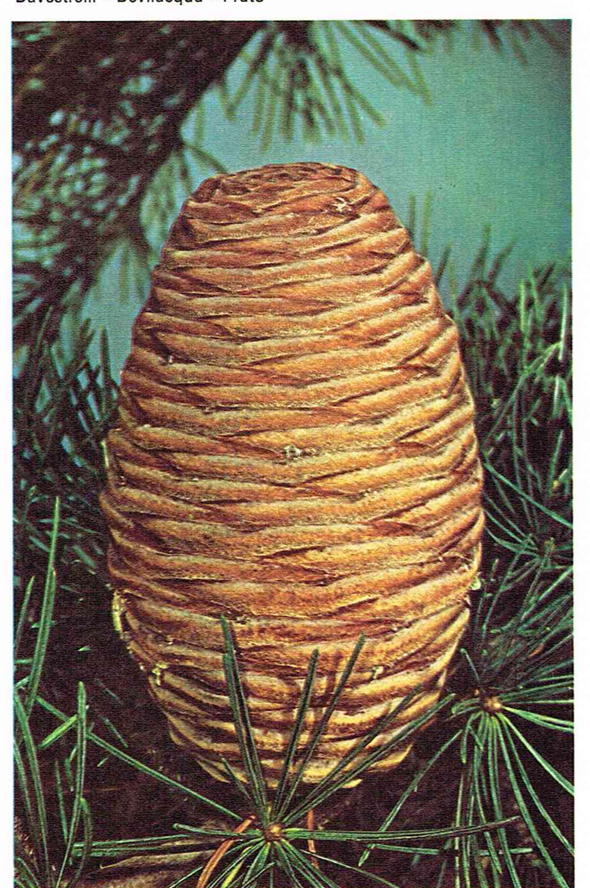


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Aspect des branches du pin sylvestre* (Pinus silvestris).

▶ *Cône dressé de cèdre du Liban.*

Page ci-contre : ▶ *Pinède dans les Landes aux abords du lac d'Hossegor.*



P. Starosta

sur l'arbre (cônes déhiscents et persistants) ; quand les cônes ne s'ouvrent que longtemps après la maturation, on parle de cônes indéhiscents ; les graines sont le plus souvent ailées.

Ce genre est très largement répandu dans l'hémisphère boréal, mais plusieurs espèces arrivent à proximité de l'équateur et l'une d'elles vit sous celui-ci.

Le sous-genre *Strobus* est caractérisé, en plus des caractères déjà cités, par son bois tendre et clair. Il est divisé en sections : *Cembra* et *Parryana,* celle-là avec des feuilles groupées par cinq et l'ombilic de l'écaille séminale en position terminale, et celle-ci avec des aiguilles isolées ou en faisceaux de deux à cinq et un ombilic dorsal. La section *Cembra* comprend à son tour trois sous-sections : *Strobi, Cembrae* et *Flexiles.* La sous-section *Strobi* est constituée par *Pinus peuce, P. strobus, P. monticola, P. lambertiana, P. ayacahuite, P. griffithii.* Dans la sous-section *Strobi,* de nombreuses possibilités d'hybridation existent, ce qui prouve l'affinité entre les espèces. Cela implique que la différenciation des espèces se soit faite plus par isolement géographique que par suite de variations génétiques.

Pinus peuce, arbre de taille moyenne, a une silhouette conique, rétrécie, et un tronc d'abord lisse, avec des vésicules de résine, puis écailleux. Ses feuilles sont fines, presque droites, aiguës et vert clair. Ses cônes sont ovoïdaux, allongés, et présentent des écailles épaisses et convexes. L'aire de distribution se répartit entre l'ancien Monténégro, l'Albanie, la Macédoine et la Bulgarie ; l'altitude atteinte est de 2 200 m, en mélange avec l'épicéa commun (mais il est seul vers les plus hautes altitudes). C'est une relicte de l'époque tertiaire, cantonnée dans les zones non atteintes par les glaciations.

Le pin Weymouth ou pin du lord *(Pinus strobus),* ou « eastern white pine », est le représentant oriental de la sous-section *Strobi* en Amérique, dans la zone des Grands Lacs, en Nouvelle-Angleterre et, de façon disséminée, dans les Appalaches. C'est un bel arbre à tronc droit. Son écorce est grise, longtemps lisse puis ridée. Les branches, fines, horizontales, verticillées régulièrement, constituent dans leur ensemble une silhouette en boule ou pyramidale. Les aiguilles sont assez longues, fines, molles, aiguës et de couleur vert légèrement glauque. Les cônes sont subterminaux sur les rameaux, cylindriques, souvent courbés, résineux, et possèdent des écailles fines et lisses à sommet arrondi. Ce pin croît sur divers sols, à condition qu'ils soient acides ; il préfère cependant les sols sablonneux alluvionnaires ou morainiques, sur lesquels s'est formé un podzol ; il vit sous les climats continentaux à pluviosité moyenne (mais parfois élevée au sud). Dans les forêts subclimaciques, il est associé à *Tsuga canadensis,* puis il se forme un climax, constitué selon les zones par cette dernière espèce à l'état pur ou par la forêt mixte décidue. Le pin Weymouth se mêle en outre à *Quercus sp. pl., Fraxinus americana, Acer sp. pl.,* à divers peupliers et bouleaux, à *Pinus rigida, P. resinosa, P. banksiana, Abies balsamea.* Il croît dans les plaines et l'étage collinéen, et sur les Appalaches monte jusqu'à 1 100 m. On trouve très peu d'exemplaires de plus de quatre cent cinquante ans, d'un diamètre dépassant 1,50 m et d'une hauteur de 45 m : cette rareté est due aux importantes coupes qui furent effectuées naguère. C'est une espèce à croissance juvénile rapide, et on l'utilise donc pour le reboisement ; il est malheureusement très sensible à la rouille vésiculeuse.

Une forme proche de *Pinus strobus,* la variété *chiapensis,* que l'on considère parfois comme une espèce distincte, a un grand intérêt phytogéographique. Son aire est limitée au Mexique méridional et au Guatemala, avec peu de différences morphologiques par rapport au type ; c'est cependant une espèce nettement tropicale et subtropicale (vivant sous des températures moyennes de 15 °C à 20 °C), croissant dans des zones assez pluvieuses. Le bois du pin Weymouth et de ses congénères américains est assez clair, tendre, léger, facile à travailler, homogène et de faible retrait, ce qui le fait employer pour de nombreux travaux où l'on ne recherche pas une grande résistance aux contraintes mécaniques.

Pinus monticola (« western white pine ») est le substitut occidental du pin Weymouth dans les régions des Cascade Ranges, de la sierra Nevada, de la Colombie britannique et de l'Idaho, où il croît du niveau de la mer à 1 300 m d'altitude au nord, et de 1 800 m à plus de 2 200 m

G. Ehrmann - Top Réalités



C. Nardin - Jacana



▲ ***Pin pleureur de l'Himalaya* (Pinus griffithii = P. excelsa) *aux longues aiguilles molles.***

d'altitude en Californie. Il diffère du précédent par ses aiguilles plus resserrées, de couleur vert foncé tendant au bleu, plus courtes, moins molles et à sommet obtus ; en outre, ses cônes sont plus fins, avec des écailles inférieures recourbées ; sa silhouette est nettement pyramidale. Il croît dans des zones à pluviosité essentiellement hivernale, avec éventuellement de fortes chutes de neige ; il préfère les expositions au nord et les vallées froides sur sols acides ou neutres. Il ne forme pas de forêts pures, mais constitue des subclimax avec différents autres Conifères. Il a une bonne longévité ; il atteint 65 m de hauteur et plus de 2 m de diamètre ; il pousse plus lentement que le pin Weymouth.

Pinus lambertiana (« sugar pine ») est, aux États-Unis (sierra Nevada et Cascade Ranges), le plus apprécié et le plus grand pin des régions occidentales : il mesure jusqu'à 70 m et son diamètre dépasse 2 m. Son écorce est irrégulièrement écailleuse chez les vieux exemplaires. Ses aiguilles sont rigides, tordues et finement dentelées sur les bords. Ses cônes sont longs, cylindriques et avec de larges écailles à sommet épais. C'est une espèce héliophile de climat humide, mais avec des étés secs, peu exigeante en ce qui concerne le sol. Au nord, il croît entre 500 m et 600 m, et, dans l'extrême sud de son aire, on le trouve à 3 000 m. Il domine *Pinus ponderosa* et *Abies sp. pl.*, car il ne tolère pas l'ombre, bien qu'il ne pousse jamais seul.

Pinus ayacahuite ou pin blanc est une espèce polymorphe du Mexique ; il y est représenté par plusieurs formes géographiques d'écologie différente. Au nord existe la sous-espèce *brachyptera*, avec des graines dont l'aile est courte et rudimentaire, qui supporte les pluies hivernales et les gelées fréquentes. La variété *veitchii* a une distribution limitée à la région centrale du pays. Le type a une diffusion méridionale qui s'étend jusqu'au Guatemala, il croît entre 2 400 m et 3 000 m, dans des vallées froides, sous un climat à pluviosité suffisante et sans gelées.

Dans l'Himalaya, le nord de la Birmanie et le Yunnan (Chine méridionale) se rencontre le *Pinus griffithii (= P. excelsa)* ou pin pleureur de l'Himalaya, arbre pouvant atteindre 50 m de hauteur, à silhouette cylindrique peu fournie et à branches horizontales ; ses aiguilles sont longues, molles, pendantes et vert glauque. Ses cônes sont assez grands, très résineux et ont des écailles épaisses à l'extrémité. Il croît de 1 600 m à 4 000 m, est héliophile et donne dans ses régions d'origine un bois très employé. On le cultive dans les parcs des pays tempérés.

Toujours dans le domaine du sous-genre *Strobus*, la sous-section *Cembrae* comprend les espèces suivantes : *Pinus cembra, P. sibirica, P. pumila, P. koraiensis, P. parviflora, P. albicaulis,* toutes caractérisées par une graine dépourvue d'ailes et un cône indéhiscent.

MONTAGNES
SÈCHES
HUMIDES
ALPIN
SUBALPIN
MONTAGNARD
COLLINÉEN
PLAINES
PLAINES MÉDITERRANÉENNES
PLAINES OCÉANIQUES

Feuillus — *Pin pignon* — *Pin d'Alep* — *Pin mésogéen*
Pin maritime — *Pin sylvestre* — *Pin laricio* — *Pin à crochets*
Pin cembro (Alpes) — *Mélèze (Alpes)* — *Épicéa* — *Sapin*

Succession des principales séries naturelles de végétation en fonction de l'altitude en France. La limite des étages est, dans les montagnes méridionales, plus élevée que dans les montagnes situées plus au Nord. Le pin laricio se trouve en Corse ; le pin cembro dans les Alpes, l'épicéa dans les Alpes, le Jura et les Vosges.



C. et M.C. Nuridsany

▲ ***Le pin parasol* (Pinus pinea) *est répandu tout autour du bassin méditerranéen où il peut former de vastes pinèdes. Il est cependant difficile de distinguer ses peuplements spontanés de ceux qui sont artificiels, car il est cultivé depuis l'Antiquité.***

Le pin cembrot ou cembro *(Pinus cembra)* est une espèce des Alpes et des Carpathes ; on le trouve de 1 200-1 500 m à 2 200-2 600 m. Il forme rarement des forêts pures et se trouve le plus souvent mêlé à *Larix decidua* ou à *Picea excelsa* et à *Pinus uncinata*. Il peut atteindre une hauteur de 25 m, mais en général sa taille est plus réduite. Il a un port caractéristique, cylindrique, à cime resserrée et plus arrondie chez les vieux individus. Le tronc, conique chez les exemplaires âgés, est d'abord couvert d'une écorce grise et lisse, laquelle se transforme ensuite en un rhytidome écailleux mince. Les cônes sont ovoïdes à écailles à peine mucronées, striées ; ils contiennent de grosses graines à tégument dur, comestibles. L'appareil radiculaire est très robuste et s'ancre bien dans les fentes des roches. Les aiguilles sont fines, droites, vert foncé, avec des lignes glauques en dessous, dues aux stomates. Lorsque l'homme n'intervient pas, cette essence semble former un climax dans l'étage subalpin des versants des Alpes continentales ; actuellement, elle y est supplantée par le mélèze, d'une croissance plus rapide. Le bois du pin cembro est léger, clair, compact et peut être facilement travaillé, ce qui le fait beaucoup utiliser pour les huisseries et les modèles de fonderie. Tout laisse supposer que, pendant les périodes glaciaires, son aire de répartition — désormais restreinte — était en contact avec celle de son congénère d'Asie du Nord, *Pinus sibirica* (naguère considéré comme l'une de ses variétés), qui occupe la taïga sibérienne entre les monts Oural et le lac Baïkal. Ce pin, qui habite les plaines à climat continental froid, a une taille supérieure au pin cembro (il atteint 40 m de hauteur) et possède des cônes plus grands, avec des graines à enveloppe fragile, comestibles.

La zone allant de la Sibérie orientale au Kamtchatka, à l'île de Sakhaline, aux îles Kouriles et à la Mandchourie, sans compter les hautes montagnes du Japon septentrional et central, est peuplée par *Pinus pumila*, espèce proche de la précédente, à port buissonnant et ascendant, et à feuilles très courtes.

Pinus korayensis ou pin de Corée est un arbre qui peut également s'élever jusqu'à 40 m. Il est répandu en Mandchourie, en Corée et dans le Shantung (Chine), dans les zones collinéennes et de basse montagne. Sous le climat plus chaud du Japon, il devient nettement montagnard, arrivant jusqu'à 2 600 m d'altitude. Son écorce, d'abord lisse, se transforme par la suite en un rhytidome écailleux gris rougeâtre. Ses aiguilles sont fines, légèrement tordues et ondulées ; ses cônes, de taille moyenne, sont composés d'écailles coriaces, convexes et obtuses.

Pinus parviflora est une espèce des montagnes du Japon (île de Hondo), à silhouette arrondie ; ses aiguilles sont rayées de bandes blanches, dues aux stomates, à la face inférieure ; les cônes, persistants, sont formés par un petit nombre d'écailles. Il existe deux espèces proches à Formose, en Chine méridionale et en Indochine.

Pinus albicaulis (« white-bark pine ») est l'unique représentant américain de la sous-section *Cembrae ;* sa diffusion est très vaste, de la Colombie britannique à la Californie (sierra Nevada). C'est un pin des zones subalpines (de 1 500 m à 3 600 m d'altitude), où il peut atteindre les dimensions d'un petit arbre, à tronc tordu, mais est le plus souvent à port prostré. L'écorce, blanchâtre, reste longtemps lisse et, même chez les vieux spécimens, est fine et forme de petites plaques. Les aiguilles sont rigides et un peu recourbées. *P. albicaulis* est habituellement mêlé à *P. monticola, P. contorta, Tsuga mertensiana* et *Picea engelmanni*.

La sous-section *Flexiles* (à graines ailées et cônes déhiscents) comprend seulement deux espèces : *Pinus armandi* et *P. flexilis*.

Pinus armandi est un arbre de petite ou de moyenne taille, à écorce lisse, fine et gris verdâtre chez les juvéniles, avec des vésicules de résine ; plus tard, il se forme sur le tronc un rhytidome ridé constituant des plaques régulières. Les aiguilles sont longues et pendantes, vert clair. Les cônes sont cylindriques, avec des écailles rigides, très épaisses, résineuses et triangulaires. Cet arbre est répandu dans les zones rocheuses, rarement seul, en Chine centrale et occidentale ainsi qu'à Formose ; il a une vaste distribution en altitude (de 1 200 m à 3 200 m), en fonction du climat de la région où il habite.

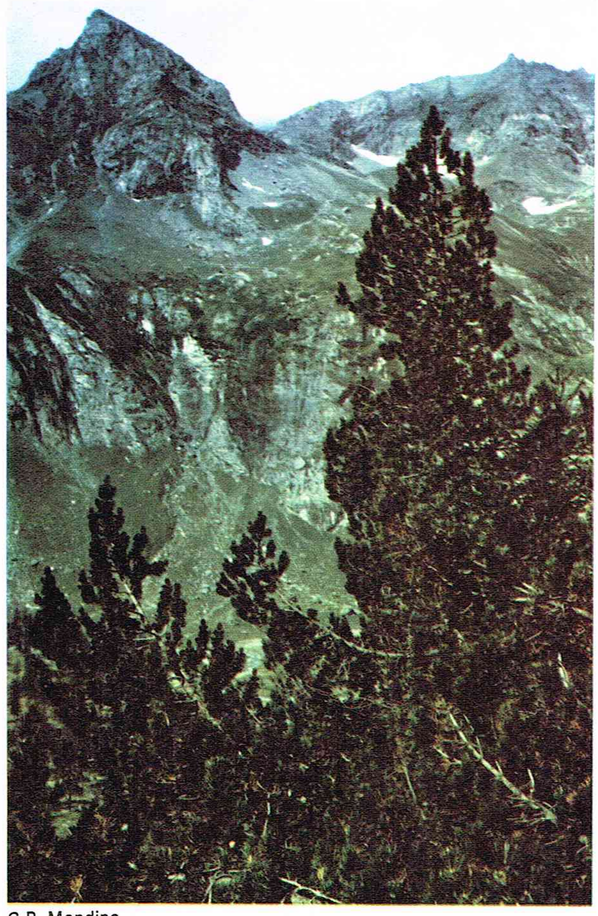
▶ *Le pin parasol acquiert précocement son port caractéristique, car il se ramifie vite en longues branches subhorizontales. Il peut atteindre 25 m de hauteur.*

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▼ *Aspect de l'écorce du pin parasol* (Pinus pinea).



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



G.P. Mondino



G.P. Mondino

▶ *A gauche : pin mugo* (Pinus mughus), *spécimen à port droit. A droite : une branche de pin mugo portant des cônes mûrs.*



C. Nuridsany

▲ **Rameau de pin parasol** (Pinus pinea). ***On distingue nettement les aiguilles géminées, assez longues, molles et falciformes.***

Pinus flexilis (« limber pine ») est subalpin ; il est largement répandu dans les montagnes Rocheuses, depuis l'Alberta et la Colombie britannique jusqu'au nord du Mexique, de 1 200 m à 3 000 m d'altitude au nord, et de 2 000 m à 4 000 m au sud. Cet arbre, de petite taille, a un tronc court, avec des verticilles de branches insérés à angle aigu et des rameaux fins et pendants, flexibles à l'état jeune. Les aiguilles, courbes, aiguës, longuement persistantes (elles tombent seulement au bout de cinq à six ans), sont rigides et recouvrent, de façon serrée, les branches. Les cônes cylindrico-ovoïdaux, assez grands, portent des écailles épaisses, horizontales à maturité et à bords épais et recourbés.

Toujours dans le sous-genre *Strobus,* nous citerons les pins de la section *Parryana,* laquelle groupe des formes ayant déjà certains caractères du sous-genre *Pinus. Pinus cembroides, P. monophylla, P. quadrifolia, P. pinceana* et *P. nelsoni* appartiennent au groupe des « nut pines » ou « piñoneros », car tous possèdent de grosses graines, non ailées et comestibles. La deuxième et la troisième espèce sont considérées par certains comme des variétés de *P. cembroides*. Ces Conifères habitent des régions de climat steppique ou substeppique à tendance chaude et ont différentes distributions dans la partie sud-occidentale de l'Amérique du Nord.

Pinus cembroides est un arbre de petite taille, mais d'une grande longévité (de cinq cents à mille ans), à tronc court et à cime serrée, en parasol. On le trouve dans les zones arides du Colorado, de l'Arizona, du Nouveau-Mexique et de l'Utah. Le climat sous lequel il vit est continental, avec de brèves périodes de gel et de forts écarts journaliers de température ; les étés y sont torrides, l'humidité y est relativement faible, tandis que l'insolation et l'évaporation y sont intenses. L'eau des pluies est partiellement dispersée par suite du ruissellement, au cours des orages qui sont violents. Les sols sont peu épais, rocheux, poreux, alcalins, très pauvres et de faible résistance à l'érosion. Les formations de ce pin, mêlé de façon caractéristique à divers genévriers, sont très peu fournies à cause du manque d'humidité ; elles sont accompagnées de buissons et de Graminées xérophiles. La diffusion de l'espèce de 1 350 m à 2 250 m d'altitude se situe en dessous des forêts de *Pinus ponderosa*. Les aiguilles de cette essence sont réunies par trois, courtes et courbes. La sous-espèce *edulis* croît dans des zones généralement un peu plus élevées du Wyoming, du Colorado, du Texas et du Mexique septentrional.

Pinus monophylla (dont les aiguilles sont solitaires) se trouve dans des régions plus basses de l'Idaho, de l'Utah, du Nevada, de la Californie et de la Basse-Californie. *Pinus pinceana* et *Pinus nelsoni* sont propres au Mexique septentrional ; ils ont des aiguilles fasciculées par trois (le second possède des faisceaux en partie cohérents) et ont l'aspect de petits arbres. *Pinus quadrifolia* (dont les aiguilles sont réunies par groupes de quatre) est limité à la Californie méridionale et à la Basse-Californie.

Pinus balfouriana est une espèce subalpine de montagne, de petite taille, qui vit en Californie, de 1 500 m à 3 500 m d'altitude. Sa forme est conique. Son écorce est mince et lisse dans son jeune âge. Il possède des aiguilles courtes, réunies par cinq, longuement persistantes sur les rameaux (dix à douze ans), recourbées, rigides, formant un manchon (d'où le nom local de « foxtail pine », ou « pin en queue de renard »). *Pinus aristata* est un petit arbre à tronc court, à croissance extrêmement lente, et limité au sud des montagnes Rocheuses, au-dessus de 2 400 m ; on connaît des exemplaires vivants de cette espèce, qui ont quatre mille six cents ans ; ce sont peut-être les arbres les plus anciens du monde.

Pinus bungeana et *P. gerardiana* sont les représentants asiatiques de la section *Parryana ;* tous deux ont une écorce mince, qui se desquame par plaques irrégulières comme celle du platane. La première espèce, de taille moyenne, habite les sols calcaires dans les zones tempérées chaudes de Chine centrale ; elle possède des aiguilles en faisceaux de trois. *P. gerardiana,* dont l'aire de dispersion va du Béloutchistan à l'Afghanistan et au Cachemire, croît dans des zones arides de 1 500 m à 3 000 m d'altitude, avec *Juniperus macropoda*. Les feuilles sont réunies par trois ; les graines sont comestibles.

Nous avons déjà parlé des caractères botaniques du sous-genre *Pinus* ou *Diploxylon ;* nous ajouterons que le bois est coloré et dur. Ce sous-genre regroupe les sections suivantes : *Silvestris, Ponderosa-Banksiana, Leiophylla, Halepensis, Longifolia* et *Pinea*.

A la section *Silvestris (= Lariciones)* appartiennent des pins à rameaux annuels simples, à cônes déhiscents et rapidement caducs et à aiguilles généralement réunies par deux.

Le pin sylvestre *(Pinus silvestris)* est l'une des essences résineuses d'Europe les plus importantes, à large diffusion et à forme très variable, surtout en ce qui concerne la taille et le port. La valeur technologique de son bois est très diverse. Ce pin peut atteindre une hauteur de 20 m à 40 m ; son écorce, lorsqu'il est jeune, est de couleur saumon ou rouge brique, puis se transforme en un rhytidome écailleux plus épais et crêpelé dans le vieil âge, de couleur grisâtre. Les aiguilles, réunies par deux, ont une longueur variable (mais elles sont toujours courtes) ; elles sont rigides, tordues, de couleur glauque, persistantes pendant trois à quatre ans.

Les cônes sont petits, ovoïdes, symétriques, brun jaunâtre, avec des écailles en écusson de formes différentes (l'écusson est la partie visible de l'écaille quand le cône est fermé).

L'aire européenne de l'espèce est très subdivisée : cette distribution serait un reliquat des conditions climatiques post-glaciaires. On rencontre cet arbre dans la sierra Nevada et dans la sierra Guadarama, les Pyrénées, le Massif central, les Vosges, les Alpes, les Carpathes, les monts Rhodope, l'Écosse, la Scandinavie (surtout dans les zones les plus continentales). En Asie, il habite le Caucase, la Turquie, la Sibérie, allant jusqu'à la Mandchourie. C'est une espèce indifférente au pH du substrat, nettement colonisatrice. Dans les zones les plus basses et les plus chaudes, ce pin a généralement un port un peu dégénéré ; par contre, certaines variétés ou races d'Europe centrale et septentrionale possèdent un tronc rectiligne, des branches fines et une silhouette légère (races « nobles » des Vosges, de la Lorraine, de la région de Riga, etc.).

En Scandinavie, le pin sylvestre est mêlé à *Picea excelsa, Betula verrucosa, Betula pubescens* et *Populus tremula ;* il prédomine sur *Picea excelsa* dans l'intérieur de la Suède


R. Dulhoste - Jacana

et en Finlande. Le bois a des qualités différentes selon la provenance; alors que les formes septentrionales et certaines races alpines fournissent un excellent bois, de nombreuses races européennes donnent un produit grossier, noueux et de peu de valeur.

Le pin noir *(Pinus nigra)* est une espèce collective très polymorphe. On le trouve tout autour de la Méditerranée, où il se répartit en plusieurs variétés locales que certains auteurs considèrent cependant comme des espèces différentes. Quoi qu'il en soit, ces arbres ont en commun : un tronc droit, à écorce primitivement écailleuse puis ridée et formant de grandes plaques grisâtres; des aiguilles de longueur moyenne réunies par deux; des cônes ovoïdo-coniques, petits et pourvus d'écussons brun clair brillants.

On a décrit quatre sous-espèces : *clusiana*, *laricio*, *nigricans* et *pallasiana*.

La sous-espèce *clusiana (= P. salzmanni)* est la forme occidentale; elle se rencontre dans les Cévennes, l'est des Pyrénées, l'Espagne, l'Algérie et le Maroc. Elle a parfois un port défectueux et atteint une hauteur modeste. La forme cévenole possède de jeunes rameaux brun-orangé et luisants; ses aiguilles sont molles, peu aiguës et vert clair; ses cônes sont généralement symétriques et portés par un court pédoncule.

La sous-espèce *laricio* est la plus intéressante du point de vue forestier, car elle comprend les formes atteignant la plus grande hauteur (jusqu'à 50 m), avec des branches plus fines et des entre-nœuds allongés. Elle constitue des futaies serrées en Corse (variété *corsicana)*, où son aire se situe entre 900 m et 1 200 m (record 1 600 m), limitée dans sa partie inférieure par des forêts de pins maritimes et dans sa partie supérieure par des bois de sapin pectiné. La variété *calabrica* (pin de Calabre) est par contre limitée à la Sila et à l'Aspromonte en Calabre, et à l'Etna en Sicile; en Calabre, elle croît généralement entre 1 000 m et 1 500 à 1 700 m (c'est-à-dire dans la zone du hêtre, dont elle occupe en général les endroits les plus secs, en formant une forêt de type permanent). En Sicile, dans la forêt de Linguaglossa, elle atteint 2 000 m d'altitude. On a tout récemment découvert le pin laricio dans certaines stations relictes, au nord de la Sardaigne. Bien que les représentants de la sous-espèce croissent principalement sur les sols acides, certaines formes s'adaptent bien à un pH supérieur à 7. Les caractères distinctifs du pin laricio sont les suivants : branches brun ochracé légèrement brillantes, aiguilles le plus souvent souples, molles, non piquantes, vert clair tendant au bleuâtre, et cônes à peu près sessiles.

La sous-espèce *nigricans* (= *Pinus austriaca*, pin noir ou pin noir d'Autriche) comprend les formes autrichiennes ainsi que d'autres à distribution variable, décrites parfois comme des sous-espèces distinctes : *illyrica* et *dalmatica* en Yougoslavie, *pindica* en Grèce, et *italica* dans une zone restreinte des Abruzzes. Il s'agit généralement de formes adaptées à la vie sur sol calcaire, rustiques, propres à la zone de végétation péri-méditerranéenne; on s'en sert donc largement dans cette zone climatique pour le reboisement sur sols pauvres. On reconnaît la sous-espèce *nigricans* aux caractères suivants : hauteur variable (maximum 40 m), branches juvéniles gris jaunâtre opaques, principales ramifications grosses, aiguilles rigides, droites ou peu recourbées, piquantes, presque perpendiculaires à la branche, de couleur sombre, cônes sessiles.

La sous-espèce *pallasiana* possède des aiguilles molles, non aiguës; elle comprend les pins noirs de Crimée (variétés *pontica* et *taurica*) et d'Asie Mineure (variétés *caramanica* et *fenzlii*).

Le bois du pin noir a un aubier blanchâtre et un duramen brun, assez résineux; ce bois, à fibres grossières, sert pour les palissades, la menuiserie ordinaire, les constructions et les emballages. Le bois du pin laricio est fortement résineux, plus lourd en général que celui du précédent. On l'utilise donc pour des réalisations exigeant de grandes qualités technologiques, notamment les constructions navales. Il sert aussi à la fabrication de planches, de poteaux et de traverses de chemins de fer; il est enfin largement employé dans l'industrie de la pâte à papier.

Pinus uncinata ou *Pinus montana subsp. uncinata* (pin à crochets) est un arbre de petite ou de moyenne taille, des régions subalpines d'Europe occidentale (Pyrénées, Vosges, Massif central, Alpes). Il préfère les climats continentaux. Il est plus diffus sur le versant français du

Briançonnais que sur le versant italien correspondant (ses peuplements les plus importants se trouvant dans le val d'Aoste et dans le val di Susa). Il est complètement indifférent à la nature des terrains, et il remplace le mélèze sur les sols les plus secs et les moins profonds. Dans les Pyrénées, il forme d'importantes collectivités sylvestres, entre 1 600 m et 2 200 m d'altitude : il a à peu près la même distribution en altitude dans les Alpes occidentales.

P. uncinata, espèce à croissance lente, a un tronc très droit, recouvert d'un rhytidome écailleux peu épais; ses aiguilles vont par deux, sont droites ou peu recourbées, rigides et vert foncé; ses cônes sont ovoïdo-coniques, dissymétriques, presque sessiles, et petits; l'écusson des écailles est gonflé et courbé comme un crochet vers la base du cône (d'où le nom spécifique latin, et le nom de pin à crochets). Dans les zones détritiques, il existe aussi des formes à port buissonnant ascendant.

Pinus mugo ou *mughus*, ou pour certains auteurs *Pinus montana subsp. mughus* (pin mugo), est une espèce proche. On le rencontre de préférence dans les Alpes centrales et orientales, les Carpathes et les monts Rhodope. On l'a signalé çà et là dans l'Apennin (variété *pumilio*); cette dernière variété existe aussi dans les Alpes centro-occidentales. Le pin mugo possède un tronc prostré ascendant qui s'associe à de nombreux autres, et mesure de 1 à 4 m de hauteur; les cônes sont globuleux, dépourvus de crochets, et sont symétriques. Certaines formes de ce pin sont adaptées aux sols acides, mais les peuplements les plus répandus vivent sur les calcaires et les dolomies; là, dans des éboulis situés entre 1 500 m et 2 500 m d'altitude, ils donnent des broussailles naines étendues, en association avec les basiphiles *Rhododendron hirsutum* et *Erica carnea*; le tout constitue souvent un rempart efficace contre les avalanches et l'érosion.

Pinus leucodermis est une espèce des montagnes méditerranéennes sèches; son aire est fragmentée; on le rencontre sur sols calcaires dans la chaîne des Balkans, en Yougoslavie, en Grèce et en certains endroits d'Italie. Cet arbre peut atteindre une hauteur de 30 m; son port est dense, pyramidal, mais assez irrégulier et rameux chez les vieux individus à la limite de la végétation arborescente; l'écorce, lisse pendant longtemps, se ride ensuite en formant des écailles luisantes « en peau de serpent »; les aiguilles sont longtemps persistantes (de cinq à sept ans), droites ou peu recourbées, rigides, courtes, vert foncé, aiguës, et densément disposées sur les rameaux; les cônes, ovoïdo-coniques, possèdent des écailles à ombilic déprimé et à bref mucron recourbé. Ce pin descend, en Calabre, jusqu'à l'horizon du hêtre dans les endroits rocheux, surmontant celui-ci au-dessus de 1 800 m à 1 900 m d'altitude. *Pinus heldreichii*, des Balkans, est une espèce très proche.

Pinus densiflora, *P. massoniana*, *P. thumbergii*, *P. tabulaeformis*, *P. merkusii*, *P. khasia* et quelques formes proches, d'aire asiatique, appartiennent aussi à la section *Silvestris*.

Pinus densiflora est un arbre de taille moyenne, à port souvent sinueux; son écorce est brun rougeâtre, d'abord écailleuse, puis ridée; ses aiguilles sont fines, molles, tordues, aiguës et vert brillant; ses cônes sont petits, ovoïdaux et pourvus d'écailles oblongues à écusson plat. C'est l'une des principales essences forestières du Japon, à vaste distribution en altitude (du niveau de la mer à 2 100 m); on la rencontre aussi en Corée, en Mandchourie et en Chine (Shantung). C'est une espèce colonisatrice, envahissante après les incendies de forêts et héliophile. *P. taiwanensis* et *P. brevispica* sont des formes voisines, endémiques à Formose; *P. massoniana*, proche de *P. densiflora* également, est propre aux régions chinoises de climat tempéré chaud, au Vietnam du Nord et à Formose.

Pinus thumbergii a une écologie très spécialisée. En effet, il habite surtout les dunes littorales du Japon, de la Corée du Sud et de Formose, et monte jusqu'à 700 m d'altitude. Il peut atteindre une hauteur de 35 m, mais sa silhouette est rameuse et irrégulière. On l'utilise dans les jardins pour obtenir des formes naines ornementales. *P. tabulaeformis* est une importante essence forestière de Chine, où on le rencontre dans le centre, dans le nord et dans l'ouest avec de nombreuses formes géographiques. *P. yunnanensis* est proche du précédent; il possède des aiguilles par groupes de trois. *P. merkusii* est tropical; il est colonisateur et a une vaste diffusion (Birmanie,



C. Nuridsany

▲ Cône femelle de pin maritime* (Pinus pinaster) *au moment de la pollinisation.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ Cône immature de pin sylvestre.

Page ci-contre :
***◀ Bourgeon de pin sylvestre* (Pinus silvestris).**



Ruffier - Lanche - Jacana

Thaïlande, Indochine, Indonésie et enfin Philippines) ; c'est l'unique espèce du genre qui dépasse l'équateur, à Sumatra. Il croît des plaines à basse altitude jusqu'à 1 000 m, sur sols bien drainés, caillouteux, et seul ou mêlé à des arbres à feuilles caduques. Il est pyramidal à l'origine, puis a une silhouette arrondie ; son écorce est grise ou brune, profondément fissurée ; ses aiguilles géminées, se terminant brusquement en pointe, sont moyennement longues et sont dentelées ; ses cônes sont cylindriques, de faible diamètre et souvent courbés.

Une autre espèce tropicale, mais à feuilles en faisceaux de trois, est *Pinus khasia* de l'Assam, de la Birmanie septentrionale, de l'Indochine, des Philippines et des Moluques, où on le rencontre entre 750 m et 2 100 m d'altitude. Sa hauteur, variable, peut atteindre 45 m. Son écorce est épaisse et profondément fissurée. Ses aiguilles sont très fines, aiguës et dentelées. *P. insularis*, endémique aux Philippines, est considéré par certains comme une sous-espèce.

Les pins américains de la section *Silvestris* sont au nombre de deux : *Pinus resinosa* et *P. tropicalis*. Le premier (« red pine ») est une espèce nord-américaine à distribution orientale (plaines et zones collinéennes de la Nouvelle-Écosse, de la Nouvelle-Angleterre, de la vallée du Saint-Laurent et de la région des Grands Lacs). C'est un arbre qui atteint 30 m de hauteur, à tronc rectiligne, à silhouette conique et à branches allongées ascendantes. L'écorce, brun rougeâtre, est d'abord écailleuse, puis forme de grandes plaques irrégulières. Les aiguilles sont de moyenne longueur, à peu près droites et flexibles. Les cônes, petits, ovoïdo-coniques, ont des écailles à écusson peu saillant et un ombilic obtus. Cette espèce croît dans des terrains sableux, d'origine glaciaire, acides et bien drainés, du type des podzols, chargés de matières organiques ou entièrement rocheux. Ses exigences en ce qui concerne le sol sont intermédiaires entre celles de *P. strobus*, plus exigeant, et de *P. banksiana*, avec lesquels il cohabite entre 200 m et 500 m d'altitude (parfois 700 m). Le climat, dans son aire, est continental, avec des hivers froids et neigeux et une pluviosité variable mais surtout estivale. *P. tropicalis* habite à basse altitude, à Cuba (région occidentale) ; sa silhouette est arrondie et peu fournie. Ses aiguilles sont longues et dressées. Comme l'indique son nom spécifique, il vit sous des climats nettement tropicaux.

La section *Ponderosa-Banksiana* comprend des pins qui possèdent dans leur bois des trachéides transversales, avec des dents ou des crêtes marquées sur les parois horizontales. A la sous-section *Ponderosa* (à tronc habituellement simple) appartiennent *Pinus ponderosa* et les espèces proches *P. jeffreyi*, *P. torreyana*, ainsi que les pins mexicains des groupes *montezumae*, *pseudostrobus* et *teocote*. A la sous-section *Banksiana* se rattachent de nombreuses espèces américaines, et l'espèce européenne *P. pinaster* ou *maritima* (pin maritime).

Pinus ponderosa est la plus importante essence forestière des États-Unis après *Pseudotsuga menziesii ;* c'est aussi la plus répandue en Amérique du Nord ; on trouve en effet ce pin dans les montagnes Rocheuses, de la Colombie britannique au sud des États-Unis, avec une pointe à l'ouest jusqu'à la sierra Nevada et aux Cascade Ranges. C'est une espèce de climat froid subdésertique, avec de faibles pluies estivales ; il habite toutes sortes de sols, aussi bien acides que fortement alcalins, mais le plus souvent neutres à tendance acide, provenant des roches originelles les plus variées, mais habituellement légères. Dans les zones les plus sèches, il forme des forêts probablement climaciques, auxquelles font suite en altitude des biocœnoses steppiques. Dans la sierra Nevada, il cohabite avec *Abies concolor*, *Heyderia decurrens* et *Pinus lambertiana ;* dans les montagnes Rocheuses, il est mêlé à *Larix occidentalis*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus lambertiana* et divers *Abies*. Au nord, on le trouve à partir du niveau de la mer, et il monte jusqu'à 2 700 m d'altitude dans la partie méridionale de son aire. C'est une espèce héliophile et ne supportant pas la concurrence. Il vit très longtemps (de trois cents à six cents et même sept cents ans), et on en trouve encore aujourd'hui des exemplaires de grande taille, normalement de 25 m à 50 m de hauteur (avec des records de 70 m), pour des diamètres compris entre 0,90 m et 1,50 m. Son tronc est droit, avec un rhytidome brun rougeâtre qui forme ensuite des plaques irrégulières. Ses branches, grosses et épaisses, sont


Fratelli Montacchini

souvent horizontales en bas, puis ascendantes à l'extrémité. Sa racine est pivotante et très longue, surtout chez les jeunes exemplaires. Ses aiguilles sont groupées par trois, longues, rigides, droites ou légèrement falciformes, détachées des rameaux, disposées en touffes aux extrémités de ceux-ci. Les cônes sont ovoïdo-coniques, assez grands, avec des écailles à écusson terminal et ombilic fortement mucroné; ces cônes, en tombant, laissent quelques écailles attachées aux rameaux. Le bois, à large aubier jaunâtre et à duramen brun rosé, de conservation et de résistance moyennes, est employé pour faire des planches, des huisseries, des meubles, etc.

Pinus arizonica est proche de *P. ponderosa*, dont il est, pour certains, une variété; il est limité à la partie méridionale de l'Arizona et du Nouveau-Mexique, ainsi qu'à la partie septentrionale du Mexique, de 2 300 m à 2 800 m d'altitude. C'est une espèce continentale, qui résiste à de faibles températures hivernales et à des vents secs; les pluies sont estivales dans cette zone, et la neige y est assez abondante. *Pinus engelmanni* est fort proche de *P. ponderosa;* ses aiguilles sont très longues; il est associé à l'espèce précédente, toujours dans le nord du Mexique, à des altitudes généralement du même ordre.

Pinus jeffreyi, d'abord considéré comme une sous-espèce de *P. ponderosa*, auquel il ressemble par l'aspect et l'habitat, en diffère cependant profondément. Ce dernier est récent et variable, alors que *P. jeffreyi*, d'origine ancienne, présente des caractères stables. On le trouve dans le sud de l'Oregon, en Californie, en Basse-Californie et quelque peu au Nevada. Il croît jusqu'à 1 500 m d'altitude, associé à *P. ponderosa* et à des buissons xérophiles, et, au sud, à *P. coulteri* et à des chênes toujours verts; au nord, il est mêlé à *Pseudotsuga menziesii* et à *Heyderia decurrens;* au centre, il cohabite avec *Abies amabilis*, *Pinus lambertiana* et divers genévriers. On peut observer communément des spécimens âgés de quatre cents à cinq cents ans, hauts de 60 m. Il est héliophile, et forme, dans les zones les plus sèches, un climax, seul ou avec *P. ponderosa;* dans les aires plus fraîches, il est le sous-climax d'*Abies amabilis*. Il croît sur des sols pauvres, rocheux, sous des climats à hivers froids et étés secs, avec une pluviosité variable mais très abondante. Il diffère de *P. ponderosa* par son écorce de couleur cannelle, ses feuilles plus claires et dégageant une odeur d'orange quand on les froisse, et ses cônes plus gros. *P. torreyana* est un petit arbre, endémique dans une zone très restreinte de la côte méridionale de la Californie (autour de San Diego).

C'est toujours à la sous-section *Ponderosa* qu'appartient la majeure partie des pins mexicains, dont la systématique n'est pas encore bien définie, car certains groupes sont encore en pleine évolution et sont donc très variables.

Pinus montezumae a une écologie très diverse, avec des formes climatico-géographiques et morphologiques nombreuses. Ses aiguilles forment de petits faisceaux de cinq, sont molles et ont une longueur moyenne. On classait dans cette espèce, en tant que variétés, les cinq espèces suivantes :

— *Pinus michoacana*, habitant sous un climat tempéré chaud ou subtropical, et sur des sols fertiles, répandu dans la partie centro-méridionale du pays, ainsi que dans le nord, avec sa variété *cornuta*, moins exigeante en ce qui concerne la température. Ses aiguilles sont grosses, rigides et très longues.

— *Pinus rudis* et *P. hartwegii*, formes rustiques de haute montagne, constituant souvent la limite de la végétation arborescente (entre 3 800 m et 4 000 m) sous climat tempéré froid; le premier est commun dans tout le Mexique et jusqu'au Guatemala, et le second seulement dans le Sud mexicain.

— *Pinus cooperi*, qui habite uniquement l'État mexicain de Durango.

— *Pinus durangensis*, de distribution semblable, et d'abord considéré comme proche de *P. ponderosa*, mais actuellement distingué de *P. montezumae* lui-même, auquel il ressemble fort.

Pinus pseudostrobus habite l'Arizona, le Nouveau-Mexique, le Texas, presque tout le Mexique et l'Amérique centrale jusqu'au Nicaragua. Il a une large diffusion non seulement en surface, mais aussi en altitude; il supporte aussi bien les climats subtropicaux que tempérés froids et se diversifie en de nombreuses variétés; l'une de celles-ci, la variété *oaxacana*, a été récemment élevée au rang

▲ ***Le pin maritime*** **(Pinus pinaster)** ***est abondant en Europe sur la côte atlantique. Il en existe toutefois une sous-espèce méditerranéenne*** **(mesogeensis).**

Page ci-contre :
◀ ***Le pin laricio*** **(Pinus nigra subsp. laricio)** ***forme des futaies très serrées en Corse entre 900 et 1 200 m. Il peut atteindre jusqu'à 50 m de hauteur.***

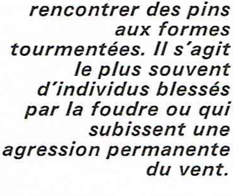
d'espèce distincte. *P. douglasiana* et *P. tenuifolia*, proches parents de *P. pseudostrobus*, ont une importance moindre.

Pinus teocote est assez largement réparti et est caractérisé, comme *P. herrerai* et *P. lawsoni,* qui lui sont proches, par de petits cônes caducs.

Pinus pinaster ou *maritima,* le pin maritime, a une distribution qui couvre les côtes de l'Atlantique — dans nos régions — et le rivage occidental de la Méditerranée. Cet arbre, de forme élancée, atteint une hauteur de 30 à 40 m, avec une cime plus ou moins arrondie ou une silhouette cylindrique, assez clairsemée. Son rhytidome est épais, brun-rouge, et fissuré irrégulièrement et profondément. Ses aiguilles, géminées, sont vert foncé, grosses, rigides, recourbées, légèrement piquantes et plus longues que celles des autres pins circumméditerranéens. Ses cônes sont ovoïdo-coniques, plus ou moins persistants, à écusson pyramidal avec des carènes transversales très marquées. Ce pin est très répandu dans les zones du littoral atlantique du sud de la France (surtout dans les Landes, où on en a fait d'importantes plantations artificielles), de l'Espagne et du Portugal, avec une variété à tronc légèrement sinueux, à ramification latérale élargie et redressée ; la race méditerranéenne (*mesogeensis*, d'Espagne — même continentale — du Maroc septentrional, des côtes de l'Algérie, du midi de la France, de la Corse et du littoral de la mer Tyrrhénienne en Italie) a un tronc plus droit et des ramifications horizontales ; dans ce secteur, ce pin habite même les sols calcaires. Cette forme peut dépasser l'altitude de 1 000 m en Corse et en Ligurie, et elle atteint 1 500 m en Espagne ; au Maroc, c'est une espèce montagnarde (de 1 000 m à 2 000 m). Le bois du pin maritime a un duramen brun rougeâtre et un aubier blanchâtre ; il est très résineux et de grain grossier ; on s'en sert pour faire des poteaux de mine, des poutrages, de la menuiserie ordinaire et des caisses.

Le pin de Banks ou *Pinus banksiana* (jack pine) est une espèce typiquement colonisatrice, héliophile, ne supportant pas la concurrence, de longévité faible, et de petite ou de moyenne taille ; il s'adapte très bien aux sols pauvres et minéraux, et produit beaucoup de graines. C'est le pin américain qui va le plus au nord, où il atteint même la zone du permafrost, par petites colonies éparses et d'aspect buissonnant. Il croît au Canada, depuis les montagnes Rocheuses, jusqu'au Labrador méridional, à la Nouvelle-Écosse et au Brunswick, descendant jusqu'au nord de la région des Grands Lacs. Il habite les régions basses, soit au niveau de la mer, soit plutôt entre 300 m et 750 m d'altitude, colonisant les sols acides du type des podzols, les sols sablonneux, ou les éboulis et les rocailles. Le climat de son aire de distribution est continental et froid, avec des hivers longs et neigeux, et des précipitations généralement bien distribuées, mais habituellement rares. Il forme de grandes et épaisses forêts, soit seul, soit mêlé à *Betula papyrifera, Populus grandidentata, Populus tremuloides, Picea mariana, Pinus resinosa*, etc. Il constitue aussi un climax dans les endroits les plus déshérités ; ailleurs, c'est une espèce transitoire, remplacée d'abord par *Pinus resinosa*, puis par *P. strobus* (dans le sud de l'aire, ce dernier est remplacé par la forêt mixte décidue, et, dans le nord, par *Abies balsamea* ainsi que par diverses espèces de *Picea*). Durant ses vingt premières années, sa croissance est rapide, seul le dépasse alors le *Larix laricina*, de la même zone climatique, mais il s'arrête de grandir entre soixante et quatre-vingts ans et commence à dégénérer. Les plantes matures sont généralement hautes de 15 m à 20 m, pour un diamètre faible (25 cm à 30 cm). Les branches sont fastigiées, chez les jeunes individus, puis grosses chez les vieux spécimens, prenant un aspect ovale et léger. L'écorce est brun rougeâtre, écailleuse, pour être ensuite profondément et densément fissurée. La racine est généralement pivotante. Les aiguilles sont géminées, très courtes, rigides, denticulées et de couleur vert olivâtre. Les cônes sont latéraux, petits, ovoïdo-coniques, courbés, asymétriques, tardifs et longuement persistants ; leurs écailles ont un écusson plat et un ombilic à mucron mutique.

Pinus contorta (pin vrillé ou pin des dunes) est une espèce sociale d'Amérique du Nord, subdivisée en différentes sous-espèces géographiques et morphologiques. Il a un port et une hauteur très variables, et une silhouette diffuse. Son écorce est gris foncé, écailleuse, puis irrégulièrement crêpelée. Ses aiguilles sont géminées, droites ou légèrement courbées, tordues, courtes, de couleur et de longueur variables, et longuement persistantes (de quatre à six ans et plus). Les cônes sont petits, asymétriques, tardifs et persistants, avec des écailles fines à écusson luisant, à ombilic convexe et à mucron souvent saillant. La sous-espèce *contorta* est le type côtier, habitant du sud-est de l'Alaska au nord de la Californie ; elle est propre aux zones littorales paludéennes, jusqu'à 600 m d'altitude, sous climat froid, humide et uniforme ; elle peut être buissonnante ou avoir le port d'un arbrisseau



▼ ***Il n'est pas rare de rencontrer des pins aux formes tourmentées. Il s'agit le plus souvent d'individus blessés par la foudre ou qui subissent une agression permanente du vent.***



C. Bevilacqua

à tronc sinueux ; elle n'a pas d'importance du point de vue forestier, sinon pour la protection, car elle fixe les dunes marines et résiste aux bourrasques de vent.

La sous-espèce *bolanderi* est endémique dans la région du cap Mendocino (Californie). La sous-espèce *murrayana* est la race géographique méridionale ; elle est surtout montagnarde, dans les Cascade Ranges et la sierra Nevada, où on la rencontre mêlée à *Pinus flexilis* et *Abies magnifica*, ou encore seule sur sols argileux mal drainés, où elle remplace *P. ponderosa*.

La sous-espèce *latifolia* (« lodgepole pine ») est la plus importante du point de vue économique. Elle se distingue par son beau port et par sa taille moyenne ou élevée (de 20 m à 60 m) selon les zones ; ses aiguilles sont plus longues, et ses cônes sont plus gros. Son aire est vaste : elle s'étend en effet du Yukon et de l'Alaska au Colorado, le long des montagnes Rocheuses, avec, selon la latitude, des limites en altitude croissantes. En ce qui concerne le sol, cette sous-espèce a besoin d'un bon drainage et de peu d'acidité, mais elle se contente de substrats de différentes origines, même rocheux. Le climat est caractérisé, dans son aire, par de longs hivers très neigeux, et par des étés courts et frais, avec de faibles précipitations. Elle forme des forêts denses, où dominent parfois *Pinus monticola* ou *P. ponderosa*, auxquels elle s'associe ; mais elle peut être également mêlée à d'autres Conifères, en formant des forêts transitoires ou des sous-climax. Elle vit jusqu'à l'âge de cinq cents à six cents ans.

Pinus rigida (« pitch pine ») est une espèce colonisatrice, distribuée çà et là sur les sols les plus pauvres de l'est des États-Unis, de la Nouvelle-Angleterre à la Géorgie du Nord, à travers les Appalaches. C'est un arbre à port parfois déficient et haut de 25 m au maximum. Son rhytidome est d'abord écailleux, brun-rouge foncé, puis divisé en larges plaques brun jaunâtre. Ses aiguilles sont disposées par trois, de longueur moyenne, presque rectilignes, de couleur vert vif, un peu tordues, piquantes et rigides. Ses cônes sont ovoïdo-coniques, assez petits, généralement droits, presque sessiles, et possèdent des écailles à mucron piquant et recourbé. Des bourgeons adventifs le long du tronc peuvent donner naissance à des touffes de feuilles et émettre des drageons quand la souche est coupée, comme une espèce à feuilles caduques. Ce pin habite les podzols acides ou très acides, et les sols de faible épaisseur, sablonneux ou caillouteux ; mais il est indifférent à l'humidité, car on le trouve également dans les marais. Il habite du niveau de la mer jusqu'à 1 350 m d'altitude dans les régions de climat tempéré humide, à pluviosité peu abondante mais bien distribuée. Il constitue des forêts, seul ou mêlé à *Pinus resinosa*, *P. strobus*, *P. virginiana*, *P. echinata*, ainsi qu'à divers chênes à feuilles caduques. Les incendies favorisent sa diffusion, car il envahit facilement les zones brûlées, et il est plus résistant que les espèces qui lui sont associées vis-à-vis du feu ; ce dernier, toutefois, est souvent responsable de sa forme défectueuse. En forêt, ce Conifère atteint rarement 25 m de hauteur, pour un diamètre de 60 cm ; son âge maximum est de deux cents ans ; sa croissance est très limitée.

Pinus palustris (« long-leaf pine ») est une espèce du sud des États-Unis ; on le rencontre dans les plaines côtières de la Virginie méridionale au centre de la Floride, et à l'est du Texas. C'est un arbre de 25 m à 35 m de hauteur, à silhouette clairsemée et irrégulière, et à branches robustes et noueuses. Son écorce, brun rougeâtre, est fissurée, se desquamant en fines écailles. Ses aiguilles, par groupes de trois, sont longues, fines, flexibles et rassemblées à l'extrémité des rameaux. Ses cônes sont oblongs et coniques, avec un ombilic à mucron recourbé. Il croît sur des sols sablonneux acides, même paludéens, sous un climat subtropical humide, caractérisé par des pluies bien distribuées, de longs étés chauds et des hivers doux. Il s'associe à *P. elliottii* et *P. toeda*.

Pinus elliottii (« slash pine ») a une aire et des exigences climatiques semblables et croît sur des sols sablonneux à horizons durcis à faible profondeur ; il envahit facilement les champs abandonnés. C'est une espèce à croissance très rapide : on a observé de jeunes arbrisseaux de cinq ans qui avaient atteint 6 m de hauteur ; il culmine très vite, vers vingt ans dans les stations les plus favorables. Ce pin est plus élevé que le précédent, ses branches sont grandes et longues, son écorce est épaisse, rougeâtre, profondément fissurée, et forme de grandes écailles fines.

Ruffier-Lanche - Jacan



▲ *Les aiguilles du pin d'Alep* (Pinus halepensis) *sont fines et courtes ; les cônes, pendants, sont nombreux.* ▼ *Les écailles des cônes de* Pinus uncinata *sont pourvues d'un écusson recourbé en crochet, d'où le nom de pin à crochets donné à ce Conifère.*



C. Lemoine

Ruffier Lanche - Jacana



▲ *Extrémités des rameaux de* Pinus montezumae, *espèce américaine.*

Ses aiguilles sont rigides et un peu plus courtes que celles de *Pinus palustris*. *P. caribaea* en est proche, son bois est plus lourd, et il a une grosse racine ; on le trouve sous différentes formes géographiques, aux îles Bahamas, à Cuba, aux Honduras et au Guatemala.

Pinus toeda ou pin à l'encens (« loblolly pine ») est le plus important des « southern pines » américains, par suite de sa vaste distribution, de son existence solitaire en forêts pures et de ses nombreuses utilisations. De croissance rapide, héliophile, il est précurseur d'un climax composé de différentes espèces décidues des genres *Quercus* et *Carya*. On le trouve dans les plaines côtières sur les piedmonts, du Delaware à la Floride, et à l'est du Texas ; il pénètre assez avant dans l'intérieur des terres. Il croît, comme les espèces précédentes, sous un climat chaud, mais supporte des gelées plus fortes dans la partie septentrionale de son aire, où l'on trouve des formes rustiques. Il préfère les sols lourds et argileux, mal drainés, où il croît à l'aise ; dans les régions encore plus humides, on le rencontre seul ou mêlé à *P. palustris ;* quand le drainage est meilleur, il cohabite avec *P. echinata*. Son rhytidome est brun rougeâtre et profondément ridé. Ses aiguilles assez longues, fines, vert clair, forment des faisceaux de trois. Ses cônes, petits ou moyens, ont un écusson plat et possèdent un ombilic mucroné.

Pinus echinata (« short-leaf pine ») est le « southern pine » dont l'aire est la plus étendue, puisqu'on le rencontre des États de New York, de l'Ohio et du Kentucky jusqu'aux parties orientales de l'Oklahoma et du Texas, ainsi qu'au nord de la Floride. C'est aussi le moins exigeant en fait de température et d'humidité, puisqu'il croît sur des sols secs. Il résiste aux incendies, car, lorsqu'il est jeune, il donne des rejets de souche. Il a une cime élargie et des branches souvent pendantes. Son écorce, foncée, est irrégulièrement écailleuse. Ses aiguilles, par deux ou trois, sont courtes et flexibles. Ses cônes, ovales, ont des écailles fines, carénées transversalement, avec un bref mucron souvent caduc.

Dans l'ensemble, les « southern yellow pines » ont un bois fortement résineux, avec une nette différenciation en aubier clair et en duramen coloré, et un poids spécifique assez élevé ; ce bois est facile à travailler et se conserve bien, même à l'extérieur ; on l'emploie pour fabriquer des maisons, des ponts, des ouvrages maritimes, des fondations, ainsi que pour des poutrages, des poteaux, des revêtements, des huisseries, des planchers et des caisses.

Pinus virginiana ou pin de Virginie est un petit arbre à port déficient, propre aux sols les plus pauvres de l'est des États-Unis, depuis l'État de New York jusqu'aux Carolines.

P. pungens est également un petit arbre colonisateur des Appalaches. *P. serotina*, propre aux marais côtiers, habite de l'Alabama à la Virginie. *P. patula*, du Mexique central à climat tempéré chaud (entre 1 500 m et 3 000 m d'altitude), est un arbre de taille petite ou moyenne ; ses aiguilles sont ternées, molles et longues ; ses cônes sont ovoïdo-coniques, courbes, tardifs, et persistent par groupes ; cette espèce, avec *P. elliottii*, *P. toeda*, *P. caribaea* et *P. palustris*, est largement utilisée pour le reboisement dans les pays à climat tropical ou subtropical.

Pinus oocarpa, du Mexique et du Guatemala, a les mêmes exigences climatiques. Ses cônes sont reconnaissables à leur long pédoncule. Ses aiguilles, grandes, sont implantées en nombre variable (de trois à cinq). *P. gregii* est un petit pin des climats tempérés chauds du Mexique septentrional. *P. occidentalis* est propre à la région tropicale de Cuba et d'Haïti, à faible altitude. *P. attenuata*, de taille modeste, a une silhouette dense et de grosses branches et possède des aiguilles molles, réunies par trois ; il constitue à lui seul des peuplements sur les côtes de Californie et de Basse-Californie, surtout sur sols paludéens. *P. muricata* a une aire semblable, mais fragmentaire ; il habite les rivages rocheux battus par de forts vents et ne présente pas d'intérêt du point de vue forestier.

Pinus radiata ou *insignis* (« Monterey pine ») est devenu l'une des principales essences résineuses cultivées dans les pays à climat subtropical, du fait de sa croissance rapide à l'état juvénile, bien que son aire de dispersion spontanée soit très restreinte. A l'état naturel, c'est un endémique qui couvre seulement 4 000 ha de forêts, du niveau de la mer à 400 m d'altitude, dans une petite région de Californie centrale (baie de Monterey et îlots voisins). Il croît sur sols acides, légers, bien secs, sous un climat de type méditerranéen, à hivers et étés secs, mais nuageux et par conséquent à humidité atmosphérique élevée ; les gelées sont rares, et la neige est inconnue en hiver. Il s'adapte également aux climats océaniques à pluviosité uniforme comme ceux de la Nouvelle-Zélande, du nord de l'Espagne, de la Bretagne, et il résiste aux forts vents chargés d'embruns. Dans son aire, il constitue généralement des forêts pures, avec un sous-bois à fourrés d'espèces toujours vertes *(chaparral)*. Même dans son pays d'origine, il a une faible longévité et arrive vite à sa maturité (quarante à quatre-vingts ans). Ce pin est un arbre qui atteint une hauteur de 30 m à 45 m, et un peu plus à l'état cultivé. Son écorce est épaisse, brun foncé et profondément fissurée. Ses aiguilles sont groupées par trois, rassemblées, fines, de longueur moyenne et verf vif. Ses cônes sont solitaires ou groupés, assez grands, ovoïdes, tardifs et non déhiscents ; leurs écailles sont larges, épaisses et arrondies, avec un écusson gonflé. Chaque année, la tige principale émet de un à cinq pseudo-verticilles de branches avec le même nombre d'entre-nœuds, ce qui produit des flèches d'accroissement de dimension importante.

Pinus coulteri est un pin de taille moyenne, endémique dans les montagnes de Californie et de Basse-Californie, de 800 m à 2 000 m d'altitude ; vers le bas, il est associé aux chênes toujours verts et, vers le haut, à *Pseudotsuga macrocarpa*, *Pinus ponderosa*, *P. lambertiana* et *Heyderia decurrens ;* le climat régnant est de type méditerranéen. Cet arbre est caractérisé par ses feuilles ternées, ainsi que par ses cônes, plus grands que chez les autres pins : ils mesurent en effet jusqu'à 35 cm et pèsent parfois 2 kg ; ils sont à écailles épaisses et à écussons fortement recourbés en crochet vers le bas (arbre aux veuves).

Pinus sabiniana est également originaire de la Californie (chaînes côtières et sierra Nevada, jusqu'à 1 500 m au maximum). Ses cônes sont caractéristiques, grands, ovoïdes, et possèdent des écailles à écussons très proéminents et à pointe fortement recourbée.



C. Bevilacqua

▲ ***Les pins d'Alep confèrent aux régions circumméditerranéennes un paysage de forêts toujours vertes.***

A la section *Leiophylla* appartiennent trois pins mexicains *(P. leiophylla, P. chihuahuana* et *P. lumholtzii)* à gaine foliaire caduque et à euphylles décurrentes sur les rameaux.

Pinus leiophylla est de taille moyenne, de silhouette légère. Son écorce est foncée; ses aiguilles, constituant des faisceaux de cinq, sont assez courtes et très fines. On le rencontre dans le centre et le nord du Mexique, sous des climats fort différents; il est colonisateur. *P. chihuahuana*, considéré par certains auteurs comme une variété de l'espèce précédente, a des aiguilles ternées plus épaisses et rigides; il a une distribution plus septentrionale, de l'Arizona au Nouveau-Mexique et au Mexique centro-septentrional, sous des climats froids et neigeux l'hiver, mais relativement secs. Comme le pin précédent, il a une croissance assez lente. *P. lumholtzii* est un arbre de taille moyenne, à silhouette assez aérée, à rameaux un peu pendants, et à feuillage court et pleureur (les aiguilles sont réunies par trois) : c'est pourquoi on lui a donné au Mexique le nom de « pin triste ». On le trouve dans la partie centro-septentrionale du Mexique, disséminé dans les forêts de Conifères, sur sols très pauvres et rocheux (espèce colonisatrice).

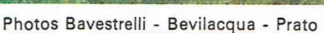
Le plus xérophile et le plus thermophile des pins méditerranéens est le pin d'Alep *(Pinus halepensis)*, représentant, comme *P. brutia*, de la section *Halepensis*. Il vit sur les côtes de France, d'Italie et de Grèce, et il pénètre dans les terres en Espagne, en Algérie, en Tunisie et au Maroc; en Afrique du Nord, il croît dans les régions subdésertiques, en compagnie de *Quercus ilex, Q. suber, Tetraclinis articulata, Juniperus thurifera* et *J. phoenica*. C'est un arbre généralement peu élevé, souvent rameux et tortueux, même quand il a un fort diamètre; son port n'est guère élancé; son tronc est conique et sa silhouette est légère. Étant donné sa rusticité, il est en général limité aux sols les plus superficiels et aux zones balayées par de forts vents, ce qui ajoute à son port délabré. Il est colonisateur et favorisé en ce sens par les incendies. Il pousse bien également sur sols calcaires. Il possède un rhytidome écailleux, gris puis brun, fissuré. Ses aiguilles sont fines, molles, et beaucoup plus courtes que celles de *Pinus pinaster*, vert clair, insérées presque parallèlement aux rameaux et condensées à l'extrémité de ceux-ci. Ses cônes sont nombreux, fixés de façon désordonnée, oblongs et coniques, pendants, indéhiscents, persistants, solitaires ou plus souvent géminés, et ont des écussons plats, carénés transversalement, et à ombilic peu saillant. Son bois, à duramen bien différencié, est lourd, très résineux, avec des fibres grossières; on s'en sert pour faire des poteaux de mine, des pilotis et des ouvrages maritimes.

Pinus brutia est le remplaçant du pin d'Alep dans le bassin méditerranéen oriental (Grèce orientale, Crète, Chypre, Turquie sur les pentes donnant vers la mer Egée, la Méditerranée et la mer de Marmara, Syrie, et Jordanie); il diffère du précédent par la possession de rameaux jeunes brun rougeâtre et non verts ou jaunâtres; en outre, ses aiguilles sont plus longues et un peu plus grosses, ses cônes sont sessiles et groupés par trois ou quatre, ou même plus, sa silhouette est plus dense, et son port est meilleur. Cette espèce est nettement basiphile et plus résistante au froid. Ce pin est remplacé, du côté de la mer Noire, par *P. pithyusa*, en Crimée, par *P. stanckwiczii*, en Géorgie, et, en Iran, par *P. eldarica*.

La section *Longifolia* comprend deux pins subtropicaux : *P. canariensis* et *P. roxburghii*, qui possèdent des aiguilles réunies par trois, très longues, ainsi que des cônes persistants.

Pinus canariensis ou pin des Canaries, endémique dans les îles indiquées par son nom spécifique, a un tronc droit. Ses branches ont des rameaux pendants sur des supports étalés. Son écorce, épaisse et rougeâtre, est irrégulièrement écailleuse. Ses aiguilles sont vertes (glauques chez les jeunes individus), serrées, flexibles, pendantes et fines. Ses cônes sont grands, ovoïdo-coniques, avec des écussons plats et un ombilic saillant non mucroné. Cette





Photos Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Taxodiacées :* **Sciadopitys verticillata.**

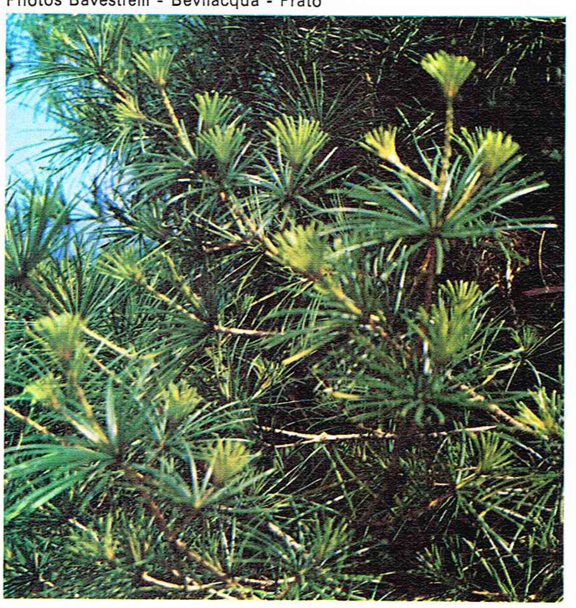
espèce habite les montagnes, même dans les zones rocheuses, de 900 m à 2 000 m d'altitude, sous les climats à saison sèche. On cultive ce pin dans les parcs le long des côtes méditerranéennes, et on l'a également utilisé pour le reboisement, par suite de sa croissance rapide et pour son bois qui est très résineux et de bonne conservation.

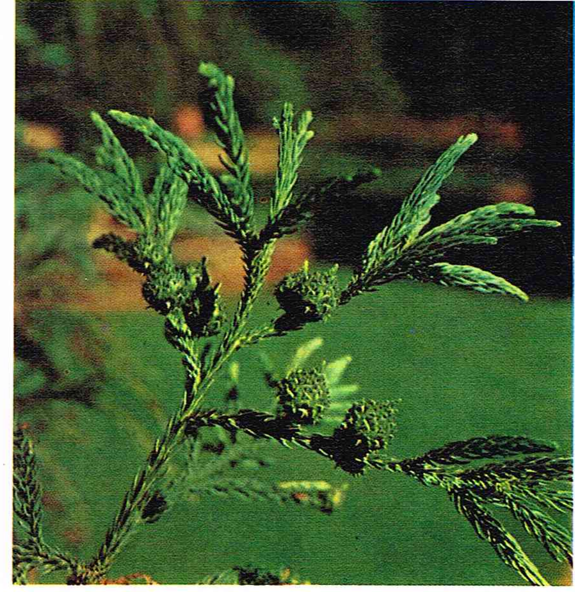
Pinus roxburghii, à tronc d'abord écailleux et grisâtre, puis profondément ridé, mesure jusqu'à 40 m de haut. Ses feuilles sont pendantes. Ses cônes sont de taille moyenne, avec des écailles épaisses à écusson proéminent, ceux de la base étant légèrement recourbés. C'est une importante espèce de basse altitude dans l'Himalaya, de l'Afghanistan au nord de la Birmanie (jusqu'à 750 m), répandue dans les endroits rocheux et sur les sols bien drainés.

Le pin méditerranéen, que tout le monde connaît bien, est le pin parasol ou pin pignon, ou encore pin pinier *(Pinus pinea)*, unique représentant de la section *Pinea*, qui se distingue par ses cônes à maturation triennale, ses graines dures à aile courte et ses euphylles décurrentes. Sa distribution est circumméditerranéenne, mais il est cultivé depuis l'Antiquité, en sorte qu'il est désormais difficile de distinguer ses peuplements spontanés de ceux qui sont artificiels. On le reconnaît facilement à son classique port en parasol, aspect qu'il prend précocement car il se ramifie rapidement en tiges secondaires, toutes à peu près de la même vigueur. Il peut atteindre 25 m de hauteur et a une silhouette dense. Son rhytidome est écailleux, puis se fissure pour donner de grandes plaques grises, séparées par des espaces de couleur brique. Son appareil radiculaire est robuste, et longuement pivotant au début. Ses aiguilles sont géminées, assez longues, molles, falciformes et vert légèrement glauque. Ses cônes sont gros, ovoïdes, lourds, avec des écussons gonflés dont l'ombilic est peu prononcé ; ses graines sont protégées par une coque ligneuse dure (fine chez la variété *fragilis*) qui renferme l'amande, comestible et riche en huile. Ce pin forme de vastes pinèdes. C'est une espèce héliophile, xérophile, assez résistante au froid hivernal quand elle est cultivée à des fins ornementales en dehors de son aire, peu exigeante en ce qui concerne le sol, mais avec une préférence pour les sols sablonneux non arides, et venant mal en terrains compacts, argileux ou trop calcaires. Son bois, très résineux, a des fibres grossières et sert à faire des poteaux de mine, de la menuiserie commune et des emballages.

La famille des Taxodiacées *(Taxodiaceae)* comprend des genres assez différents, qui sont réunis par les caractères des tissus ligneux (en particulier bois sans canaux résinifères) et des cônes, dont les pièces proviennent de la fusion des bractées et des écailles concrescentes. Souvent, les rameaux courts et les feuilles sont caducs. La famille a des représentants essentiellement dans l'hémisphère Nord : seul le genre *Athrotaxis* est méridional.

▶ *Rameaux de* **Sciadopitys verticillata** *(à gauche) et de* **Cryptomeria japonica** *(à droite).*





Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Marka

◀ **Sequoiadendron giganteum** *est le "big tree" ou "mammouth tree" des Américains : certains spécimens atteignent près de 100 m de hauteur. La longévité de l'espèce est en outre très grande puisque certains arbres sont vieux de trois mille ans et même plus.*

Les dix genres sont monospécifiques ou tout au plus bispécifiques. Les aires souvent très réduites témoignent de l'ancienneté de la famille.

Sciadopitys verticillata, endémique dans le centre du Japon, a un accroissement très lent. Les feuilles sont réduites à des écailles disposées en spirale. Elles sont à aisselle vide et espacées à la base de chaque pousse annuelle, plus resserrées à l'extrémité, et axillent des brachyblastes plats, aiguilles laminaires longues et étroites, vertes, canaliculées à la face supérieure, simulant un feuillage à allure verticillée.

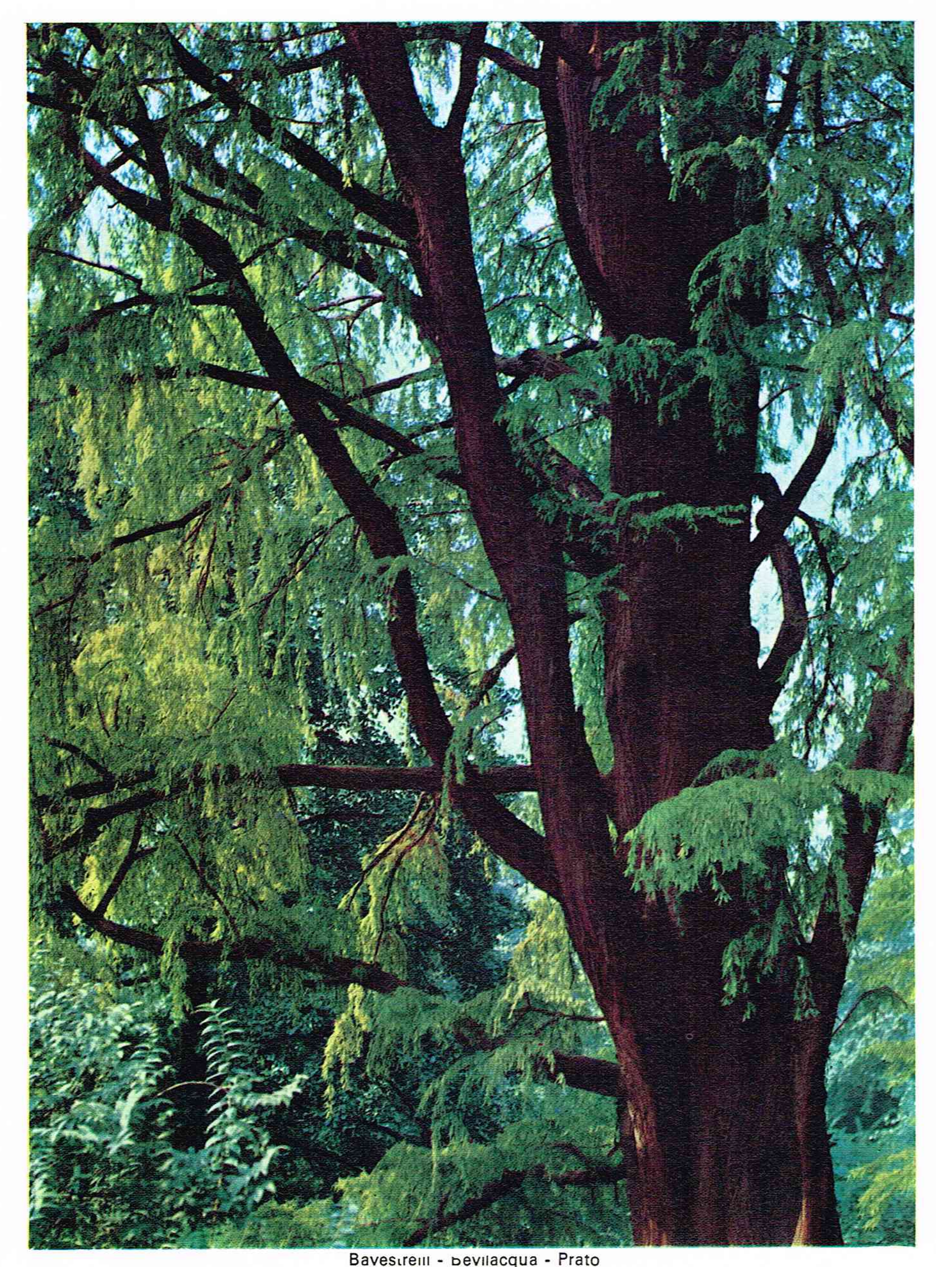
Les cônes, ovoïdaux, renferment des graines bi-ailées. Dans son pays d'origine, l'arbre croît de 200 m à 1 700 m d'altitude; on le cultive aussi en Europe comme plante ornementale, aux endroits où les hivers ne sont cependant pas trop rigoureux.

Metasequoia glyptostroboides n'a été découvert qu'en 1941 et n'a été décrit du point de vue botanique qu'en 1948. Cette espèce est d'autant plus intéressante que le genre était déjà connu auparavant à l'état fossile. C'est un grand arbre de Chine (Se-Tchouan occidental), haut d'environ 50 m, à feuilles et ramifications opposées; ses feuilles sont pectinées, planes, aciculaires, glauques dessus, vert jaunâtre dessous et caduques comme certains rameaux courts. Ses cônes sont à peu près sphériques, petits, longuement pédonculés, et ont des pièces opposées; les graines possèdent deux ailes. Cette espèce semble rare dans sa région d'origine, qui est caractérisée par une bonne pluviosité et des hivers doux; on l'a assez largement introduite en Europe, où elle a une croissance très rapide.

Cunninghamia lanceolata est également une espèce chinoise, qui forme de grandes forêts dans la partie centrale et méridionale du pays, sur sols meubles, entre 750 m et 1 200 m d'altitude, mêlée à *Pinus massoniana* et à certains chênes, sous un climat tempéré chaud à pluies estivales. Cet arbre peut atteindre 30 m de hauteur, a des branches étalées à extrémité pendante et possède des feuilles persistantes du type de celles des araucarias, disposées en spirale, lancéolées, pointues, recourbées vers le bas et décurrentes. Les rameaux, même longs de 1 à 2 m, sont caducs. Les cônes sont ovoïdes ou sphériques, avec des pièces fines, triangulaires et rétrécies en une longue épine. Ce Conifère croît bien en climat océanique; de beaux exemplaires existent en Bretagne. Deux formes sont propres à l'île de Formose.

Taiwania est un autre genre monospécifique, avec *T. cryptomerioides* de Formose, dont le port est semblable à celui de *Cryptomeria japonica;* ses feuilles en alènes sont triangulaires et élargies à la base.

Le genre *Athrotaxis* est limité à la Tasmanie. Il comprend deux espèces toujours vertes, à écorce fibreuse et rameaux



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Le genre* Taxodium *est représenté par deux espèces américaines subtropicales.*

▶ *Ramules fleuris de* Sequoia sempervirens.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

caducs. Les branches sont couvertes de petites feuilles, squamiformes chez *A. cupressoides* et lésiniformes chez *A. selaginoides,* qui est l'espèce la plus élevée, la première étant seulement un arbrisseau.

Cryptomeria japonica est une importante essence forestière d'Asie orientale, à large diffusion. Cet arbre peut atteindre une hauteur de 60 m, avec un tronc très droit, conique, à contreforts basaux et recouvert d'une écorce fibreuse brun rougeâtre. Les branches, verticillées, horizontales ou pendantes, forment une silhouette conique et rétrécie; les rameaux courts sont caducs. Les feuilles, lésiniformes, petites et persistantes, sont vert clair. Les cônes brunâtres, de taille modeste, globuleux, solitaires, sont formés de nombreuses écailles portant chacune de quatre à six pointes foliacées. En Chine centrale, on rencontre la variété *sinensis,* sous climat tempéré chaud, alors que le type est propre au Japon où ce Conifère est le plus répandu et le plus utilisé pour le reboisement. Il en existe de nombreuses formes horticoles, avec notamment la variété *elegans,* fréquente dans les parcs d'Europe, à silhouette très serrée et à feuilles fines, longues et rouge bronzé pendant la mauvaise saison. L'arbre croît au Japon sur des sols de différents types, dans la zone des forêts décidues mixtes avec les genres *Castanea, Fagus, Quercus* et *Magnolia* (jusqu'à 1 600 m d'altitude à Hondo), et éventuellement d'autres Conifères; mais il descend également dans la zone chaude des feuillus toujours verts, où l'on trouve en particulier le camphrier. On connaît des exemplaires âgés de six cent cinquante ans. Le bois est léger, se conserve bien et se travaille facilement; on s'en sert en menuiserie et pour la construction.

Le séquoia toujours vert (*Sequoia sempervirens;* « red wood ») compte parmi les arbres les plus hauts (jusqu'à plus de 100 m). Son rhytidome est épais, fibreux, profondément fissuré, et ligneux. Ses rameaux courts sont caducs. Ses feuilles persistantes sont de trois types : squamiformes, appliquées et longuement décurrentes sur les rameaux longs; aciculaires, brèves, aplaties, subdistiques et décurrentes sur les rameaux courts; squamiformes et très brèves, à la base des rameaux courts et des rameaux fertiles. Ses cônes sont petits, ovoïdes, persistants, avec des écailles ligneuses, peltées, et à écussons arrondis; ils mûrissent en un an. Cette espèce, comme la précédente, donne des rejets de souche et peut, sur les sols à apport alluvionnaire, former de nouvelles racines à un niveau supérieur, le long du tronc. C'est une espèce côtière de la Californie septentrionale et centrale, sous climat tempéré à humidité atmosphérique élevée et à pluies surtout hivernales, sur sols acides, jusqu'à 700 m ou 800 m d'altitude. Habituellement, ce séquoia forme des bois mixtes touffus, dominant sur le *Pseudotsuga menziesii* et d'autres Conifères, ou bien c'est une espèce climax dans des forêts monospécifiques, avec une Éricacée arbustive, *Arbutus menziesii,* et *Lithocarpus densiflorus.* Sa croissance juvénile est rapide, et il vit très longtemps (jusqu'à deux mille deux cents ans).

Sequoiadendron giganteum (= Wellingtonia gigantea), le « big tree » ou « mammouth tree » des Américains, est le géant des géants. Le « General Sherman » — l'un des célèbres spécimens connus — a une circonférence de plus de 30 m et une hauteur dépassant 80 m; cependant, d'autres individus atteignent 100 m. La longévité de l'espèce est également très grande : de nombreux exemplaires, en forêt, ont de deux mille à trois mille ans, et certains sont encore plus vieux. Les troncs de certains spécimens ont été creusés à la base pour laisser passer une route carrossable. L'espèce croît dans quelques stations, disséminées sur environ 400 km², dans les contreforts de la sierra Nevada, dans le centre de la Californie, entre 1 500 m et 2 400 m d'altitude; habituellement, elle est associée à des groupes de *Pinus ponderosa, Pinus lambertiana, Heyderia decurrens, Abies lowiana* et *Abies magnifica.* C'est un arbre majestueux, à tronc élargi à la base, et à branches principales inclinées vers le bas. Son rhytidome est très épais, fibreux, profondément fissuré, de consistance quasi-subéreuse et rouge-brun. Ses feuilles, lésiniformes, à base élargie, et décurrentes, sont rigides et portées par des rameaux courts. Ses cônes, ovoïdes, sont un peu plus grands que chez l'espèce précédente; leur maturation est biennale; ils possèdent des écailles imbriquées, à écussons rugueux portant une pointe



C. et M.C. Nuridsany

◀ ***Fleurs de cyprès*** **(Cupressus sempervirens).**

caduque au fond d'une dépression transversale. Un caractère négatif du cycle biologique de cette espèce est la production tardive de graines, qui peut se faire attendre cent cinquante ou deux cents ans. Le climat de la zone de diffusion est tempéré et caractérisé par des hivers très neigeux. Cet arbre croît sur sol bien drainé et un peu acide. Comme l'espèce précédente, on le plante dans les parcs, mais il résiste mieux aux rigueurs hivernales.

Le genre *Taxodium* est représenté par deux espèces américaines, dont la plus importante est *T. distichum*, forme hygrophile des climats tempérés chauds et subtropicaux du sud des États-Unis (du Delaware à la Floride et au Texas), où elle constitue des forêts dans les marais à substratum acide ou alcalin, dans des zones toutes proches des côtes. Sur cette essence robuste, pourvue de contreforts basaux et de pneumatophores, on voit croître des Fougères, des lianes et d'autres plantes épiphytes, essentiellement des Lichens longuement pendants. Elle atteint une hauteur de 40 à 45 m, et un âge de cinq cents à mille trois cents ans. Cet arbre a d'abord une forme pyramidale, avec un rhytidome, épais, fibreux et écailleux. Ses branches courtes sont distiques, alternes et caduques. Ses feuilles, acutiformes, sont subdistiques, molles et vert clair. Ses cônes, petits, globuleux, ont des pièces à apophyse mucronée. La sous-espèce *nutans* est la plus petite et possède une aire de dispersion plus restreinte.

Taxodium mucronatum est une espèce subtropicale mexicaine, à feuilles semi-persistantes, répandue jusqu'à 2 500 m d'altitude. Près d'Oaxaca, à Santa Maria Del Tula, il en existe un énorme exemplaire, peut-être le plus gros arbre du monde, qui provient sans doute de la concrescence de plusieurs troncs, et dont le diamètre atteint 33 m.

Glyptostrobus pensilis diffère des *Taxodium* par ses cônes piriformes, longuement pédonculés, à écailles obovales et à graines à petite aile. C'est l'unique représentant du genre, qui est répandu dans les marais de la Chine méridionale.

Les Cupressacées *(Cupressaceae)* comprennent des arbres et des arbrisseaux à ramification diffuse, et à feuilles opposées ou par trois. Les bractées et les écailles sont concrescentes, opposées ou verticillées. Les cônes mûrissent en un ou deux ans et sont secs ou bacciformes (charnus). Il existe un dimorphisme entre les feuilles des individus juvéniles et des vieux spécimens. La forme juvénile de diverses espèces est souvent cultivée sous la dénomination *Retinospora*. La famille comprend les deux sous-familles suivantes : *Cupressoideae* (cônes à écailles imbriquées, de l'hémisphère Nord) et *Callitroideae* (cônes à écailles non imbriquées, de l'hémisphère Sud). La sous-famille des *Cupressoideae* comprend les genres *Cupressus, Chamaecyparis, Fokienia, Thuya, Thuyopsis, Heyderia (= Calocedrus)* et *Juniperus*.

Le genre *Cupressus*, avec plus de vingt espèces, est représenté le plus souvent par des arbres à branches horizontales ou ascendantes et à feuilles squamiformes, petites, recouvrant en quatre rangées les dernières parties des branches. Le cône est ligneux, globuleux ou ellipsoïdal, avec des écailles en forme d'écusson et pourvues chacune de plusieurs ovules.

Le cyprès toujours vert *(Cupressus sempervirens)*, classique dans les régions méditerranéennes, est cultivé à des fins ornementales, pour le reboisement, et pour constituer des coupe-vent le long des côtes circumméditerranéennes; il est originaire de l'Iran septentrional, de la Syrie, de Chypre, d'Asie Mineure, de Crète et de Grèce. C'est une espèce rustique, xérophile, d'une grande longévité (pouvant vivre de cinq cents à mille ans). Il comporte de nombreuses formes géographiques et horticoles. Haut de 45 m au maximum, cet arbre possède une écorce fine, gris foncé et fibreuse. Ses rameaux sont quadrangulaires, avec des feuilles allongées, obtuses, déprimées et imbriquées, de couleur vert foncé. Ses cônes lignifiés sont subglobuleux ou ovoïdes, brun grisâtre et formés de huit à quatorze écailles possédant une pointe ou un léger relief central. L'espèce croît sur des sols pauvres, rocheux, argileux ou calcaires. Son bois contient une oléo-résine parfumée, qui lui confère une

▼ ***Rameau avec strobiles de cyprès*** **(Cupressus sempervirens).**



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Bois de cyprès, aux alentours de Vérone (Italie).*

très longue conservation et le rend très résistant aux altérations et aux attaques des Insectes. Par suite de sa facilité de travail, on l'emploie pour des poutrages, des huisseries, la menuiserie fine et le mobilier. *Cupressus dupreziana*, proche du point de vue systématique du précédent, est endémique dans le Tassili (Sahara) ; il a été découvert en 1925 ; il est devenu rare et est en voie d'extinction, à cause de la totale transformation en désert de la région et des déprédations de l'homme.

Cupressus cashmeriana est un petit arbre du nord de l'Inde, cultivé dans la région méditerranéenne pour sa couleur glauque et ses rameaux longuement pendants. *Cupressus funebris*, de Chine centro-méridionale, présente un feuillage vert bleuâtre et des branches déprimées et retombantes. *Cupressus torulosa* est un grand arbre, disséminé de l'Himalaya à la Chine occidentale, dans les montagnes. *Cupressus duclouxiana* a un aspect semblable à la variété *horizontalis* du cyprès toujours vert, mais avec des rameaux faibles et glauques ; il est propre aux forêts tempérées du sud-ouest de la Chine.

Cupressus arizonica forme des peuplements purs, clairsemés, dans les régions montagneuses sèches de l'Arizona, du Texas et du Nouveau-Mexique, de 1 000 m à 1 500 m d'altitude, et du Mexique septentrional, où il monte jusqu'à 2 200 m. De couleur grisâtre ou glauque, il atteint 20 m de hauteur, avec une silhouette dense. Ses branches sont remontantes, et son écorce est d'abord papyracée puis fibreuse. Ses feuilles ont une odeur désagréable et sont ovales, pointues, très serrées sur les rameaux, lesquels sont quadrangulaires. Ses cônes, globuleux, constituent souvent des groupes nombreux. Étant donné qu'il s'adapte bien aux sols calcaires, on s'en sert pour le reboisement des terrains de ce genre dans les zones proches de la Méditerranée, où les hivers ne sont pas trop rudes.

Une espèce souvent discutée est *Cupressus lusitanica* ou cyprès du Portugal, dont l'origine, malgré son nom qui rappelle le pays où il fut introduit il y a longtemps, doit être plutôt recherchée au Mexique, au Guatemala et au Costa Rica. Son écorce est brun rougeâtre, épaisse, fibreuse. Ses branches sont largement étalées, et ses rameaux sont pendants et quadrangulaires. Ses feuilles sont vertes, ovales et aiguës, à longue pointe. Ses cônes ont des écailles à sommet proéminent ou recourbé. C'est une plante de climat tempéré humide. On trouve au Mexique *C. benthami* et *C. montana*. *C. glabra* est limité à l'Arizona central. Il existe aussi des cyprès californiens, endémiques dans des zones très restreintes le plus souvent, et d'un grand intérêt phytogéographique. Le plus important est *C. macrocarpa*, originaire de la baie de Monterey, utilisé également pour le reboisement dans les régions méditerranéennes et dans les zones côtières atlantiques où il résiste au vent. Il peut atteindre une hauteur de 25 m, avec des branches ascendantes et une silhouette conique fournie, mais aplatie chez les vieux individus. Ses feuilles sont triangulaires et vert jaunâtre. Il renferme plusieurs formes horticoles. Les autres espèces du groupe (qui en comprend, pour certains auteurs, onze) sont les suivantes : *C. goveniana*, *C. abramsiana*, *C. bakeri*, *C. forbesii*, *C. guadalupensis*, *C. macnabiana*, *C. nevadensis*, *C. pygmaea*, *C. sargentii*, et *C. stephensonii*.

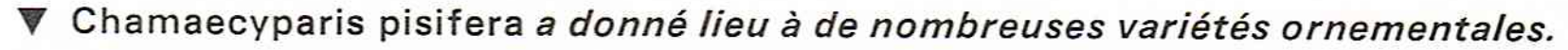
Le genre *Chamaecyparis* est proche de *Cupressus*. Il regroupe des arbres et des arbrisseaux toujours verts, avec six espèces américaines et asiatiques. Il diffère du précédent par ses branches aplaties, ses cônes petits et mûrs la première année, et son nombre limité de graines pour chaque écaille (de deux à cinq). Les individus ont un port pyramidal, avec une tige principale inclinée, et leur silhouette est dense. Les feuilles sont opposées, squamiformes et disposées en quatre rangées, avec la paire latérale carénée, et les couples supérieur et inférieur aplatis. Chez les jeunes individus, les feuilles sont lésiniformes.

Chamaecyparis lawsoniana ou cyprès de Lawson présente une grande importance forestière dans son aire d'origine (côtes de l'Oregon et de la Californie septentrionale, aux États-Unis) ; c'est l'une des espèces les mieux représentées dans les parcs, avec de nombreuses formes horticoles (on en connaît plus de soixante-dix). Sa silhouette est conique, et ses branches sont pendantes. Son écorce, épaisse chez les vieux spécimens, est brun rougeâtre et profondément crevassée. Son feuillage est, dans la nature, vert foncé, mais, chez les formes cultivées,

Teurtroy - Jacana



▲ *Fleurs mâles du cyprès de Lawson* (Chamaecyparis lawsoniana).



▼ Chamaecyparis pisifera *a donné lieu à de nombreuses variétés ornementales.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *A gauche : thuya d'Orient* (Biota orientalis). *A droite : thuya d'Occident* (Thuya occidentalis *var.* pyramidalis).

il peut être argenté, doré, jaune clair, glauque ou de différentes teintes vertes. Cet arbre croît sous des climats à hivers humides et à étés secs mais nuageux, avec de fortes précipitations annuelles, sur sol très variable, des côtes jusqu'à 1 500 m d'altitude. Il vit, seul ou par groupes, mêlé à *Picea sitchensis, Pseudotsuga menziesii, Pinus ponderosa, Pinus lambertiana, Pinus monticola, Pinus contorta* et quelques chênes. Il supporte bien l'ombre, mais alors sa croissance est lente. Il peut atteindre une hauteur de 60 m, avec un diamètre de 1,20 m à 1,80 m. On s'en sert pour le reboisement, en Europe. Le bois est parfumé, avec un aubier jaunâtre et peu développé, et un duramen brun ; il est apprécié pour sa longue conservation et sa facilité à être travaillé, ce qui le fait employer pour des huisseries et pour le mobilier.

Chamaecyparis nootkatensis (« Alaska cedar ») a une aire plus étendue et plus septentrionale : il habite les côtes de l'océan Pacifique, de l'Alaska jusqu'à Vancouver, ainsi que les Cascade Ranges, sous climat humide et froid avec fort enneigement. Sa période végétative est brève. Il vit dans les tourbières, les marais, les sols rocheux et envahit les zones brûlées, précédant les forêts de *Picea sitchensis* et de *Tsuga mertensiana*, auxquels il s'associe en même temps que *Thuya plicata*. Ses stations isolées le long des côtes de l'Alaska correspondent aux aires de refuge de la végétation arborescente, restées libres de glaces durant les dernières grandes glaciations. Il a une silhouette conique mesurant jusqu'à 30 m de hauteur, avec des branches pendantes, et une écorce écailleuse. Ses ramules sont plus épais que ceux de l'espèce précédente, vert foncé dessus et vert clair dessous. Au nord, il ne dépasse pas 900 m d'altitude, et, au sud, il croît de 800 m à plus de 2 200 m. *Chamaecyparis thuyoides* est un petit arbre des marais et tourbières de la côte atlantique, depuis la Nouvelle-Angleterre jusqu'au delta du Mississippi, essentiellement en forêts pures.

Chamaecyparis obtusa est une espèce de taille moyenne formant des forêts mixtes au Japon central et méridional, de 600 m à 2 000 m d'altitude, avec de nombreuses formes ornementales. On le reconnaît à ses branches horizontales et aux marques en X que fait une substance cireuse à la face inférieure des feuilles. *Chamaecyparis pisifera (= Cupressus pisifera)* est associé à l'espèce précédente, mais monte un peu plus haut en altitude. Ses feuilles sont ovales, à sommets aigus et à marques blanches à la partie inférieure. On en connaît de nombreuses variétés ornementales normales et diverses rétinospores, dont *Retinospora squarrosa*, à feuilles lésiniformes quand elles sont jeunes. *Chamaecyparis formosensis* est un arbre de grande taille, qui habite les montagnes de Formose, de 2 000 m à 3 000 m d'altitude. Cette espèce a une grande longévité, puisqu'elle vit de mille deux cents à mille cinq cents ans.

Fokienia hodginsii est l'unique espèce de son genre ; il présente des affinités avec *Chamaecyparis*. Il forme des forêts denses en Chine (Fou-kien) et en Indochine.

Le genre *Thuya* comprend des espèces semblables à celles de *Chamaecyparis*, pyramidales, à silhouette serrée et à branches horizontales ou ascendantes, mais avec une cime dressée et de petits cônes allongés. Il en existe deux espèces américaines, intéressantes du point de vue forestier, et quatre espèces asiatiques.

Thuya plicata ou *gigantea* (thuya géant, « western red cedar ») est un arbre immense, atteignant 60 m de hauteur et 4,80 m de diamètre. Sa longévité est également très grande. Son rhytidome est fin, crevassé longitudinalement, brun grisâtre. Ses ramifications sont distiques, dans un même plan, et constituent des frondes aplaties. Ses feuilles sont écailleuses, disposées en quatre rangées, très aromatiques, plates pour celles du couple dorsoventral et repliées pour les deux autres, ce qui forme des dessins en X, blanchâtres en dessous. Les écailles des cônes sont aplaties, légèrement bilobées et mucronées vers le sommet. L'aire de cette espèce s'étend des côtes de l'Alaska méridional à celles de la Californie septentrionale, ainsi que dans les montagnes Rocheuses, dans l'État de Colombie, dans l'Idaho et dans le Montana. Elle atteint son plus grand développement dans les zones côtières, à étés frais et à hivers doux, avec des précipitations moyennes et fortes ; au sud, on rencontre ce thuya dans les régions nuageuses en été. A l'intérieur de son aire de végétation, le climat est plus sec et

plus froid, avec de forts enneigements et des précipitations surtout équinoxiales. Cet arbre est exigeant quant à l'humidité, et donc, il se développe de préférence dans les vallées et les expositions septentrionales. On le considère comme un climax en association avec *Tsuga heterophylla* vers le sud, et avec *Picea sitchensis* dans l'Alaska. Il croît en général sur sols profonds, acides ou neutres. Il tolère très bien l'ombre. Il existe des races côtières et continentales qui présentent, selon leur habitat, des différences de résistance au gel. Le bois, parfumé, à aubier clair et à duramen brun rougeâtre, est léger, à fibres droites, de bonne conservation et facile à travailler; on l'utilise pour faire des tuiles, des huisseries, des embarcations, des pieux, des palissades, des revêtements et des caisses.

Thuya occidentalis ou thuya d'Occident (« white cedar ») est une espèce de petite ou de moyenne taille, à distribution orientale (région des Grands Lacs, zone nord de la Nouvelle-Angleterre jusqu'à l'extrémité méridionale de la baie d'Hudson, ainsi qu'isolément, sur les Appalaches). Sa silhouette est conique. Son rhytidome, brun rougeâtre, est fissuré longitudinalement et faiblement écailleux. Ses feuilles constituent quatre rangées formant des X, comme chez l'espèce précédente, mais ici, elles sont vert jaunâtre en dessous, avec une glande résineuse près de la pointe de la paroi dorso-ventrale. Les écailles des cônes sont arrondies et mucronées. L'espèce a donné lieu à d'innombrables formes horticoles. Elle vit seule ou associée à *Abies balsamea* et *Picea glauca* dans les forêts boréales au nord, avec des feuillus au sud, sous un climat relativement humide, avec des étés frais et des hivers longs, de préférence sur sols neutres ou alcalins, souvent dans les marais. Le bois est très semblable à celui de l'espèce précédente.

Les espèces asiatiques sont *Thuya standishii* du Japon, *Thuya koraiensis* de la Corée du nord et *Thuya setchuensis* de la Chine occidentale (Se-Tchouan). Le genre *Biota,* très proche de *Thuya,* en diffère par ses graines non ailées. *Biota orientalis* (thuya d'Orient) a une aire très vaste, de l'Iran à la Corée. Grâce à son port serré, avec des rameaux typiquement disposées en plans verticaux, on a pu s'en servir comme coupe-vent dans les régions méditerranéennes, et, sous différentes formes horticoles, comme plante ornementale.

Thuyopsis dolobrata, du Japon, est également une plante ornementale de nos parcs. On le reconnaît facilement à ses rameaux très aplatis, à ses feuilles blanchâtres en dessous et à son rhytidome s'effeuillant par longues bandes.

Le genre ancien *Libocedrus* a été récemment scindé en un genre boréal *(Heyderia = Calocedrus)* et en genres austraux formant la tribu des Austrolibocédrées : *Papuacedrus* (Nouvelle-Guinée), *Pilgerodendron* (sud du Chili), *Austrocedrus* (Chili) et *Libocedrus sensu stricto* (Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande).

Heyderia decurrens (= Calocedrus = Libocedrus) est un grand arbre atteignant 45 m de hauteur et un diamètre de plus de 2 m, avec un tronc très conique, à contreforts basilaires et à écorce fibreuse de couleur cannelle; ses feuilles recouvrent les rameaux en quatre rangées et sont étroites, allongées, pressées, sauf au sommet, et décurrentes. Ses cônes sont petits et possèdent six écailles. Chez les vieux individus, le port est caractéristique, avec une silhouette colonnaire, raréfiée et subdivisée en touffes. Dans la nature, l'espèce habite les chaînes côtières et la sierra Nevada, de l'Oregon à la Basse-Californie, et des basses altitudes jusqu'à 1 500 à 2 000 m, sur sols acides ou neutres; elle jouit d'une pluviosité très variable mais faible en été. On rencontre rarement cet arbre seul; il est habituellement associé à différents Conifères et à divers chênes. Sa croissance est lente, et il a une assez grande longévité. Son bois léger et parfumé sert à fabriquer des crayons, des huisseries, des constructions, des traverses de chemins de fer et des palissades; l'une de ses qualités réside dans le fait qu'il se corrompt très lentement.

Heyderia macrolepis (du Yunnan) et *H. formosana* sont les représentants du genre en Asie.

L'important genre *Juniperus* comprend environ une centaine d'espèces d'arbres de taille moyenne et d'arbustes buissonnants, habituellement dioïques, largement répandus dans l'hémisphère boréal. Chez les individus adultes, les feuilles sont acutiformes, piquantes, ternées (sous-



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Variété à fronde jaune doré de* **Biota orientalis.**

▼ *Rameaux avec cônes de* **Biota orientalis.**

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



genres : *Caryocedrus* et *Oxycedrus*) ou bien squamiformes, pressées contre les rameaux, petites, le plus souvent opposées (sous-genre : *Sabina*) ; les inflorescences femelles sont constituées de trois à huit écailles opposées ou ternées, concrescentes à maturité en un pseudo-fruit globuleux et charnu, le galbule, renfermant de une à dix graines ou plus. L'écorce se détache habituellement par bandes longitudinales, et elle est rarement écailleuse.

Le sous-genre *Caryocedrus* ne renferme que *Juniperus (= Caryocedrus) drupacea*, des montagnes de Grèce, d'Asie Mineure et de Syrie, qui atteint 1 700 m d'altitude. C'est un arbrisseau à port fastigié et à feuilles disposées par verticilles de trois. C'est une espèce ornementale à gros galbule à noyau osseux. Le sous-genre *Oxycedrus* groupe des espèces surtout asiatiques et européennes.

Juniperus communis ou genévrier commun est le Conifère qui a la plus vaste distribution géographique. C'est en effet une espèce circumboréale (Amérique du Nord, Asie septentrionale, Europe, outre l'Afrique du Nord). En général, c'est un arbrisseau buissonnant haut de 1 m à 1,50 m, de forme plus ou moins cylindrico-conique, à branches très serrées et à feuilles acutiformes, dures, piquantes, verticillées par trois, marquées de blanc en dessous. Les « fruits » mûrissent en deux ou trois ans et se présentent sous la forme de baies noires à reflets bleuâtres, sphéroïdales, couvertes d'un revêtement cireux bleuâtre. Il existe de nombreuses formes géographiques et horticoles, du niveau de la mer à l'altitude de 1 200 m à 1 500 m, autour de la Méditerranée. *Juniperus nana* habite les hautes altitudes des Alpes ; il est prostré, typique dans les zones découvertes, au-delà de la limite de la végétation arborescente, et est parfois confondu avec *J. communis* var. *nana*, dont il diffère par sa pointe foliaire plus nette.

Juniperus oxycedrus ou oxycèdre est circumméditerranéen. Il mesure plusieurs mètres de hauteur, parfois, mais c'est le plus souvent un arbuste buissonnant, toujours à feuilles épineuses et à galbules brun rougeâtre. *Juniperus macrocarpa* est proche du précédent, mais a des feuilles plus longues et plus larges, ainsi que des fruits plus gros ; c'est l'espèce typique de fixation des dunes marines. Le groupe comprend encore *J. cedrus*, des Canaries, *J. rigida* et *J. conferta* (ornemental), du Japon, *J. formosana*, de Formose et de Chine, *J. squamata*, d'Afghanistan, *J. recurva*, de l'Himalaya, et *J. procumbens*, prostré, ornemental, du Japon.

Le sous-genre *Sabina* renferme de nombreuses espèces à feuilles squamiformes à l'état adulte, parfois mêlées de feuilles aciculaires. On les a regroupées en six sections, certaines eurasiatiques *(Phoenicioides, Excelsoides, Chi-*

P. Starosta

▲ *Oxycèdre*
(Juniperus oxycedrus).

Ruffier Lanche - Jacana



▶ **Juniperus nana**
se rencontre dans les zones découvertes au-delà de la limite de la végétation arborescente.

nensoides), certaines américaines *(Pachyphloeoides, Occidentales, Virginioides)*.

Juniperus sabina ou genévrier sabine est un arbrisseau basiphile des régions continentales d'Europe centrale et méridionale, du Caucase (espèce proche en Amérique du Nord : *J. horizontalis*), où on le rencontre dans les zones rocheuses. Il a une odeur désagréable et des propriétés vénéneuses. Son port est ascendant, avec des feuilles squamiformes vert foncé en quatre rangées, et des fruits brunâtres couverts d'une cire ; il est ornemental.

Juniperus phoenica a une distribution circumméditerranéenne (à l'exclusion de l'Asie Mineure). On le rencontre des dunes marines aux montagnes moyennes jusqu'à plus de 2 000 m d'altitude (en Algérie et au Maroc). Il est associé à d'autres plantes à feuilles persistantes, pour constituer des maquis hauts (comme en Cyrénaïque et dans certaines zones de la Sardaigne). Ses feuilles sont squamiformes, opposées ou en verticilles de trois, et de contour ovale, ses fruits sont jaunâtres ou brun rougeâtre. C'est un buisson ou un arbrisseau pouvant atteindre 8 m de hauteur, avec une silhouette dense et conique.

Juniperus thurifera est une espèce xérophile tolérant les froids hivernaux de l'Algérie et du Maroc. Sur l'Atlas, il monte jusqu'à 3 000 m d'altitude, à la limite de la végétation arborescente. Il vit dans quelques stations des Alpes, des Pyrénées et d'Espagne. Il peut atteindre une hauteur de 10 m à 20 m. Ses feuilles sont normalement squamiformes, par paires opposées, et très odorantes, mais souvent mêlées à des jeunes feuilles aciculaires. Ses fruits sont à peu près sphériques, noirs et glauques. *Juniperus excelsa* est un genévrier de taille élevée (jusqu'à 20 m de hauteur) des Balkans, de Grèce, d'Asie Mineure, et du Caucase. *J. foetidissima* et *J. polycarpos* sont limités à l'Asie Mineure. *J. procera* est l'espèce la plus élevée du genre : c'est un arbre à tronc droit, parfois haut de plus de 30 m ; il a des rameaux irrégulièrement pennés, avec les dernières divisions quadrangulaires. Les feuilles sont lancéolées, aiguës ; les fruits sont petits, globuleux et à revêtement cireux glauque. Cet arbre habite les forêts sèches de l'Afrique orientale (Katanga, Tanganyika, Kenya, Éthiopie), de 1 200 m à 3 000 m d'altitude.

Les genévriers d'Amérique du Nord, et jusqu'au Mexique septentrional, typiques des régions arides, sont fort nombreux. Les plus importants et les plus communs sont *J. scopulorum* et *J. occidentalis*. On peut citer aussi *J. pachyphloea, J. utahensis, J. deppeana, J. flaccida*. Le premier de ceux-ci peut atteindre la taille d'un arbrisseau (il a rarement une hauteur de 15 m), avec un rhytidome écailleux, un tronc très conique, des feuilles squamiformes à grosse dépression glanduleuse et des infrutescences piriformes bleu noirâtre et pruineuses. Il habite les montagnes Rocheuses, du Canada à la frontière mexicaine, sous des climats arides à hivers froids et faible enneigement, et à étés tempérés ou chauds avec des précipitations faibles, sur sols alcalins, pauvres, caillouteux, jusqu'à 2 700 m d'altitude. Au nord, il forme des bosquets purs ou mêlés de divers Conifères ; au sud, il s'associe de façon caractéristique avec *Pinus cembroides*, en des endroits moins secs.

Juniperus occidentalis est un arbrisseau à distribution limitée à la partie occidentale du continent américain (zones arides de l'Oregon et de la Californie). Là aussi, les étés sont secs et les hivers sont froids, mais l'enneigement est plus important, et la pluviosité est encore inférieure. Cette essence habite les rochers, des basses altitudes jusqu'à plus de 3 000 m, parmi une végétation steppique. Comme l'espèce précédente, elle a une grande longévité (jusqu'à huit cents ans).

Juniperus virginiana (« eastern red cedar ») est un arbre de petite ou de moyenne taille (15 à 30 m de hauteur), des régions centrales et occidentales des États-Unis. Dans cette vaste aire, il est soumis à des climats et à des régimes de pluviosité très variables ; c'est en effet une espèce rustique qui résiste à des extrêmes de chaleur, de froid et de sécherresse, et qui peut vivre sur différents types de sols (acides ou alcalins). C'est aussi une espèce pionnière, qui est associée à *Pinus virginiana* et à *Pinus echinata*, ou avec divers feuillus des forêts climaciques. Son bois a une texture fine et uniforme ; il est léger, assez tendre, peu rétractable, avec un duramen très solide. On l'emploie pour les huisseries, les planchers, les crayons et les petites embarcations.

L'Asie possède également une vingtaine d'espèces, en général des montagnes, où elles montent vers 3 000 m ou 4 000 m (*J. convallium, mekongensis, saltuaria, tibetica, centrasiatica*, etc.). *Juniperus chinensis* a une large répartition en Chine, en Mongolie, en Corée. C'est un arbre atteignant 25 m, de croissance lente. Il a donné plusieurs formes horticoles ornementales.

La sous-famille des *Callitroideae* comprend les genres : *Actinostrobus, Callitris, Fitzroya, Neocallitropsis, Widdringtonia, Diselma, Pilgerodendron, Papuacedrus, Austrocedrus, Libocedrus*, et *Tetraclinis*.

Actinostrobus acuminatus et *A. pyramidalis* sont deux espèces arbustives toujours vertes, à feuilles squamiformes, d'Australie occidentale. Le genre *Callitris* comprend de nombreux arbres et arbustes d'Australie, plus quelques-uns en Tasmanie et en Nouvelle-Calédonie (vingt-deux espèces en tout). Il s'agit de plantes à écorce crevassée

▼ Juniperus oxycedrus : ***les galbules présentent l'aspect d'une baie (à gauche). Rameau montrant la disposition des galbules (à droite).***

P. Starosta



Ruffier Lanche - Jacana



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▲ *If à baies* (Taxus baccata). *Un exemplaire de la variété* fastigiata.

▼ *Fleurs mâles (à gauche), arille charnu contenant les graines (à droite).*

ou fibreuse, à branches courtes et à rameaux cassants portant la marque des bases foliaires en forme de gaines ; les feuilles de l'adulte sont squamiformes et verticillées par trois ; ce sont des plantes monoïques, à cônes de formes variées et à graines possédant deux ou trois ailes. Croissant en général en lieux arides, elles s'adaptent bien au climat méditerranéen. La plus grande, *Callitris glauca (=hugelii)*, a une vaste distribution en Australie et présente de l'intérêt du point de vue forestier, puisqu'elle atteint 30 m de hauteur.

Fitzroya cupressoides est un arbre important (50 m de hauteur et plus de 3 m de diamètre), d'une grande longévité (jusqu'à trois mille ans), et à croissance très lente. Il caractérise les forêts subantarctiques à pluviosité élevée, on le rencontre sur les pentes septentrionales des Andes, entre 500 m et 900 m d'altitude, au Chili et en Argentine. Il est associé à *Saxegothaea conspicua*, sur des sols humides et paludéens ; il est également très exigeant quant aux précipitations et à l'humidité atmosphérique. Il a une écorce rougeâtre qui se desquame par longues bandes, des rameaux fins et pendants, des feuilles lancéolées à petite pointe recourbée et à lignes blanches de stomates sur les deux faces ; il possède des cônes ligneux formés de neuf écailles.

Neocallitropsis araucarioides est l'unique représentant du genre (Nouvelle-Calédonie). Les *Widdringtonia* sont un genre endémique des forêts des montagnes humides de l'Afrique du Sud, avec quatre espèces dont le port est arbustif ou arborescent. *Diselma archeri* est une espèce tasmanienne sans intérêt pratique. *Pilgerodendron uviferum* (qui était jadis réuni au genre *Libocedrus*) est un arbre de moyenne grandeur, des bois subantarctiques du Chili et de l'Argentine, jusqu'à la Terre de Feu.

Tetraclinis articulata (= Callitris quadrivalvis) est l'unique forme de callitroïdée de l'hémisphère boréal ; c'est un petit arbre pyramidal, à silhouette clairsemée, des zones semi-désertiques d'Afrique du Nord, avec deux stations de reliquat en Espagne et à Malte ; il est souvent associé à *Pinus halepensis*. Il possède des feuilles squamiformes, opposées, des branches dressées, des cônes à quatre valves, et des graines ailées.

Les Taxacées *(Taxaceae)* sont une famille d'arbres et d'arbrisseaux ou arbustes, à feuilles aciculaires décurrentes sur la branche, à rhytidome formant assez peu d'écailles ou de bandes. La famille est caractérisée par la présence d'un arille : il s'agit d'une formation bacciforme qui entoure la graine ; par ailleurs, le bois est dépourvu de trachées. Il existe cinq genres : *Taxus, Torreya, Amentotaxus, Austrotaxus, Nothotaxus.*

Le genre *Taxus* comprend huit espèces, qui occupent des aires géographiques bien distinctes, ce qui fait qu'on peut les différencier ; selon certains auteurs, on devrait les considérer comme des sous-espèces d'une espèce collective, *Taxus baccata*.



C. Nardin - Jacana



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



◀ **Cephalotaxus drupacea,** ***Conifère produisant des graines qui rappellent les drupes du prunier.***

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

L'if à baies *(Taxus baccata)* est un arbre d'ornement bien connu. Il est dioïque, densément rameux, souvent polycormique (à plusieurs troncs) ou à tronc court et gros, souvent cannelé. Il est très résistant à l'ombre. Les feuilles sont en réalité disposées en spirale, mais semblent pectinées sur les côtés des rameaux, par suite de la torsion de la base; elles sont vert foncé dessus et plus claires dessous. Les graines sont presque complètement enfermées dans un arille charnu, globuleux, rouge, unique partie de la plante qui ne soit pas vénéneuse (les substances toxiques sont des alcaloïdes, comme la taxine). Cet arbre a une grande longévité (plus de mille ans) et croît très lentement. Il préfère les zones fraîches et ombreuses, même sur sols calcaires, et le plus souvent dans des forêts mixtes. A l'état naturel, il a fortement régressé. Son aire de diffusion, très fragmentée, comprend l'Europe centrale, l'Afrique du Nord et l'Asie Mineure. *Taxus wallichiana* est l'espèce montagnarde subalpine de l'Himalaya; *T. chinensis* habite la Chine occidentale; *T. cuspidata* croît au Japon, en Corée et en Mandchourie. *T. brevifolia* a une large diffusion sur le versant pacifique de l'Amérique du Nord; il est remplacé dans la partie nord-orientale du continent par *T. canadensis*; *T. floridana* est endémique en Floride, et *T. globosa* se rencontre dans le sud du Mexique.

Le genre *Torreya* renferme de petits arbres toujours verts d'Amérique du Nord et d'Asie orientale, caractérisés par une écorce peu épaisse et fibreuse, et des branches opposées ou verticillées. Leurs feuilles sont subdistiques, souvent pointues, linéaires, et glauques en dessous. Les *Torreya* sont des plantes dioïques, à graines entièrement entourées par un arille semblable à une olive ou à une prune. *Torreya grandis* peut être un buisson ou un arbre de moyenne taille, à feuilles de couleur vert jaunâtre. Cette espèce vit en Chine méridionale et occidentale. *T. nucifera* du Japon a un port semblable, mais ses feuilles ont une odeur poivrée quand on les casse. *T. taxifolia* a une aire restreinte à la Floride et à la Géorgie, où on le rencontre sur sols calcaires et dans les marais. Il ressemble à l'espèce précédente mais a des feuilles beaucoup plus courtes. *T. californica* est présent le long des torrents de montagne de la région côtière californienne et sur les versants occidentaux de la sierra Nevada; ses feuilles sont aromatiques, longues, son arille est peu épais.

Le genre *Amentotaxus* est monospécifique, avec la seule espèce *A. argotaenia* de Formose et de Chine méridionale et occidentale. Cette plante possède des chatons mâles ramifiés et un ovule solitaire. Elle forme un buisson très ornemental, ses feuilles présentent en dessous des bandes alternantes, glauques et vertes.

Le genre *Austrotaxus* n'a également qu'une espèce, *A. spicata*, arbre toujours vert à silhouette dense, à feuilles linéaires, légèrement pointues, et à graines arillées; il est indigène en Nouvelle-Calédonie.

Nothotaxus est également monospécifique, avec *N. chienii*, découvert seulement en 1948 dans le Chékiang (Chine orientale).

Les Céphalotaxacées *(Cephalotaxaceae)* sont une famille représentée par le seul genre *Cephalotaxus*, comprenant certaines espèces d'arbres et d'arbustes toujours verts d'Asie. Elles possèdent des branches opposées ou verticillées, les juvéniles étant cannelées; de fines lignes stomatiques blanches strient la face inférieure des feuilles, qui sont distiques, linéaires, flexibles et pointues. Les graines ont un arille charnu. Parmi les plus répandues dans les parcs, nous citerons *Cephalotaxus fortunei* de Chine centrale et occidentale, et *C. drupacea* de Chine et du Japon.

La famille des Araucariacées *(Araucariaceae)* habite uniquement l'hémisphère austral. Elle est très ancienne. Elle possède aujourd'hui deux genres importants, *Araucaria* et *Agathis*. Le premier possède des feuilles acutiformes ou lésiniformes, et le second, d'aspect très différent, a de larges feuilles. Les cônes volumineux sont dressés, à écailles ligneuses, avec des graines étroitement soudées chez le premier genre, et libres chez le second. Les feuilles présentent un dimorphisme, les juvéniles étant souvent différentes par leur forme et leur distribution.

Le genre *Araucaria* comprend vingt-trois espèces de grands arbres qui, vieillis, ont souvent un tronc longuement dépourvu de branches et une cime aplatie, avec une écorce résineuse, épaisse et marquée de cicatrices foliaires ou se desquamant en écailles fines. Les branches sont habituellement verticillées. Les feuilles sont disposées en spirale, très persistantes et recouvrent les branches en deux ou plusieurs rangées par torsion de la base. Elles sont en outre plates, lancéolées, coriaces, ou bien lésiniformes et triangulaires, ou encore tétragones et petites. Habituellement, les *Araucaria* sont dioïques, avec des cônes à écailles densément imbriquées qui se désarticulent à maturité.

Araucaria araucana (= A. imbricata) peut atteindre 50 m de hauteur; c'est l'espèce la moins thermophile, étant donné sa distribution (Chili méridional, Patagonie et Terre de Feu), à une altitude de 800 m à 1 600 m. Cet arbre est mêlé à des feuillus ou forme des forêts pures. Sa ramification est très régulière, avec des branches horizontales puis ascendantes, et des branches latérales qui sont horizontales ou pendantes, densément recouvertes comme d'un manchon par des feuilles triangulaires, dures, imbriquées, pointues; celles-ci restent vertes pendant dix à quinze ans, et persistent encore par la suite sous forme d'écailles brunes. Les cônes sont grands et globuleux. La silhouette des vieux individus prend une forme en parasol. Dans la nature, l'espèce peut atteindre l'âge de mille ans. Elle préfère les zones humides battues par les vents du Pacifique, sous climat tempéré. On la cultive comme plante ornementale, dans les régions fraîches, à température assez douce en hiver (Bretagne).

Araucaria angustifolia, de forme typique en candélabre, avec des feuilles lancéolées, ovalaires, décurrentes, subdistiques, coriaces et réunies en touffes à l'extrémité des



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ Araucaria excelsa. *Les ramifications sont horizontales.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *Les ramifications d'*Araucaria excelsa *montrent une disposition ordonnée selon une symétrie rayonnante. Ici l'arbre est photographié par le dessus.*

branches, est une espèce de climat subtropical à pluviosité uniforme. Cet arbre habite les forêts à plus de 800 m d'altitude au Brésil méridional, et dans le territoire des Misiones (Argentine), sur des sols de type latéritique. C'est une espèce à croissance rapide, atteignant de 40 m à 50 m de hauteur, mais à vie relativement brève (au maximum trois cents ans).

Araucaria cunninghamii est une intéressante espèce forestière de Nouvelle-Guinée (forêts de podocarpes de la zone des nuages, de 600 m à 1 800 m d'altitude) ainsi que des côtes du Queensland et de Nouvelles-Galles du Sud (du niveau de la mer à 750 m), sous climat tropical humide (de 2 000 mm à 4 000 mm par an, avec une pluviosité essentiellement estivale). Il peut dépasser 50 m de hauteur; on le reconnaît à ses feuilles lésiniformes disposées en manchon autour de la branche, à sa silhouette pyramidale et à son rhytidome qui se desquame par bandes horizontales. *A. bidwillii* (haut de 40 m), limité aux zones côtières du Queensland, a une écologie du même type et présente un rhytidome pourvu de protubérances, se détachant horizontalement en petites écailles enroulées au bord, et des feuilles lancéolées, pointues, coriaces, acutiformes; les cônes sont très gros (30 cm de diamètre).

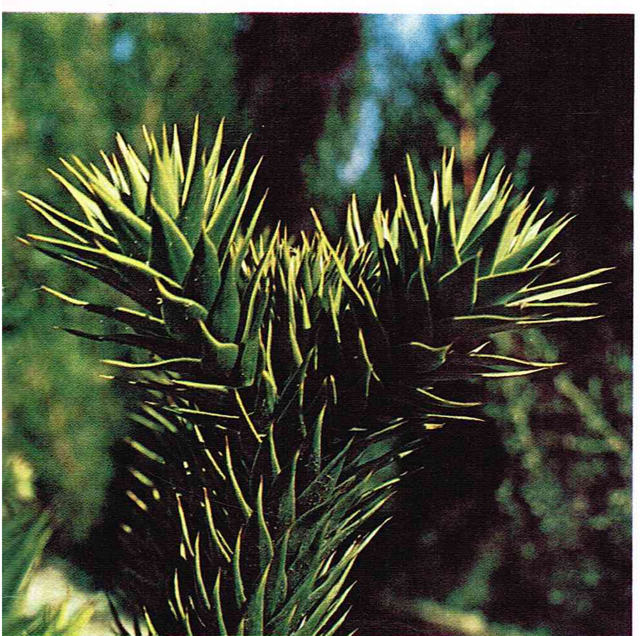
Araucaria excelsa (= A. heterophylla), endémique dans l'île de Norfolk (Océanie), est une plante ornementale d'appartement, ou de parc dans la région méditerranéenne (notamment sur les côtes de Provence). Sa silhouette est clairsemée avec des branches implantées très régulièrement. Cette espèce atteint une hauteur de 50 m à 60 m, et un diamètre de plus de 2 m. Les formes en pot ont des feuilles juvéniles lésiniformes, et des feuilles adultes courtes et subtrigones. *A. columnaris* est proche, du point de vue systématique, du précédent; il habite les zones littorales de la Nouvelle-Calédonie; il doit son nom spécifique à la forme de sa silhouette. Il existe encore d'autres espèces d'*Araucaria*, de peu d'importance pratique, dont huit sont confinées à la Nouvelle-Calédonie, et deux à la Nouvelle-Guinée. Le bois des représentants du genre *Araucaria* est tendre et léger.

Les *Agathis* sont typiques pour leur sécrétion : lorsqu'on entaille leur écorce, il en coule une résine qui se présente sous forme d'un liquide laiteux, dense, se solidifiant à l'air en incrustations ou en masses. Il s'agit d'arbres de haute taille, à branches horizontales, souvent verticillées chez les individus juvéniles, irrégulièrement disposées chez les vieux, caduques et laissant des cicatrices arrondies. Les feuilles persistent quinze à vingt ans sur l'axe principal, où elles sont disposées en spirale, et d'abord roses ou rougeâtres, puis vertes, ayant la consistance du cuir; habituellement larges et planes, avec des nervures parallèles, elles varient en forme et en taille éventuellement sur le même arbre, et laissent après leur chute des coussinets en relief sur les branches. Les cônes ont des écailles à bord épais; les graines, solitaires, ont toujours une aile bien développée. La taxonomie de ce genre n'est pas encore bien définie.

Agathis robusta (= A. brownii) habite les côtes à climat tropical humide du Queensland méridional. Il atteint 50 m de hauteur, avec un tronc dépourvu de branches sur sa plus grande hauteur, et possède des feuilles ovales, arrondies ou pointues. *A. palmerstoni* est peut-être une race géographique de la précédente et habite le Queensland septentrional, où il est accompagné d'*A. microstachya;* ces deux dernières espèces atteignent une taille élevée.

Agathis australis (= Dammara australis), vulgairement appelé kauri (« kauri pine »), a été une importante essence forestière de Nouvelle-Zélande, mais on est aujourd'hui obligé de le protéger, car il a été soumis dans le passé à des coupes excessives. Il habite la partie septentrionale de l'île du Nord et peut avoir une hauteur de 25 m à 45 m, avec un fort diamètre de 2,40 m à 3,60 m (le record est de 7,20 m). Ses branches sont horizontales et ses feuilles sont plus petites et plus étroites que chez *A. robusta.* L'espèce vit sous un climat à peu près sans gelées ni précipitations neigeuses, de type subtropical humide, sur différents sols, souvent des podzols. On rencontre en Nouvelle-Calédonie *A. ovata, A. moorei* et *A. lanceolata; A. obtusa* est propre aux Nouvelles-Hébrides; *A. alba,* avec une silhouette pyramidale et des branches légèrement pendantes, forme d'importantes populations en Asie (Indonésie et Philippines); ses feuilles sont largement lancéolées ou ovales. *A. beccarii* croît à Bornéo, *A. hami* aux Célèbes, et *A. loranthifolia* dans les Moluques.

G. Faucheux - Atlas photo



D. Lecourt - Jacana

Les espèces du genre *Agathis* donnent des résines du groupe des copals (gomme dammar, kauri, etc.) ; on en tire également des bois très résistants et de longue conservation.

Les Podocarpacées *(Podocarpaceae)* sont une importante famille de l'hémisphère Sud. Elles comptent des arbres et des arbrisseaux à feuilles persistantes, squamiformes, aciculaires ou à limbe élargi, et remplacées chez le genre *Phyllocladus* par des phyllodes ou des cladodes (ayant valeur de brachyblastes spécialisés). Les inflorescences femelles sont formées par des écailles qui enveloppent en se soudant à lui un unique ovule. L'ensemble devient généralement charnu à maturité et forme autour de la graine une structure dite épimatium. La famille comprend sept genres, avec une centaine d'espèces : *Pherosphaera, Microcachrys, Acmopyle, Saxegothaea, Phyllocladus, Dacrydium* et *Podocarpus*.

Le genre *Pherosphaera* comprend deux espèces buissonnantes, hygrophiles, à feuilles squamiformes, *P. fitzgeraldi*, des Nouvelles-Galles du Sud (Australie), et *P. hookeriana*, de Tasmanie. *Microcachrys tetragona*, unique représentant de son genre, est caractérisé par ses longs et faibles rameaux, prostrés, quadrangulaires, à feuilles squamiformes, ainsi que par ses pseudo-fruits charnus et translucides, ressemblant à des prunes ; il habite la Tasmanie. *Acmopyle pancheri* vit en Nouvelle-Calédonie. *Saxegothaea conspicua* est un arbre de taille moyenne,

▲ **Araucaria imbricata** : ***cette espèce sud-américaine est cultivée en Europe à des fins ornementales.***

◄ ***Les feuilles d'*Araucaria imbricata *restent vertes pendant dix à quinze ans et persistent ensuite sous forme d'écailles brunes.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ **Podocarpus totara,** ***espèce néo-zélandaise.***

propre aux forêts subantarctiques les plus humides du Chili et de l'Argentine méridionaux ; il possède des feuilles acutiformes, petites, subdistiques, droites ou légèrement falciformes, ainsi que des cônes à écailles charnues avec des pointes aiguës et recourbées.

Le genre *Phyllocladus* comprend des espèces de l'Océanie et de l'Indonésie, avec des feuilles définitives réduites, à l'aisselle desquelles les brachyblastes (rameaux courts) sont transformés en phyllodes, souvent vivement colorés à l'état juvénile ; les feuilles terminales sont fréquemment lobées ou pennées. La graine est unique et située dans une écaille charnue solitaire ; dans certains cas, plusieurs écailles forment un cône.

Phyllocladus alpinus est une espèce montagnarde de Nouvelle-Zélande, qui se présente sous forme d'un buisson ou d'un arbuste ; les cladodes sont épais et ont des bords de forme très irrégulière. *P. trichomanoides* possède des cladodes qui rappellent par leur forme les frondes des Fougères, et qui sont brun rougeâtre à l'état juvénile ; on le rencontre dans des zones restreintes de Nouvelle-Zélande, à basse altitude. *P. glaucus* est un arbrisseau de certaines zones de l'île du Nord, en Nouvelle-Zélande. *P. asplenifolius* est endémique en Tasmanie, *P. major* en Nouvelle-Guinée, et *P. protracta* est répandu en Nouvelle-Guinée, aux Moluques, en Malaisie et aux Philippines. *P. hypophyllus* est une espèce montagnarde des Philippines et de Bornéo (2 500 m à 3 600 m d'altitude), avec des cladodes verticillés, glauques et très variables.

Dacrydium est un genre surtout répandu en Nouvelle-Zélande, mais avec quelques espèces également en Indonésie, en Océanie, en Australie et au Chili. Les feuilles sont linéaires chez les plantes juvéniles, mais elles sont petites chez les adultes, le plus souvent squamiformes, et étroitement superposées. Les graines sont en général ovoïdes, nuciformes. Les représentants du genre *Dacrydium* sont des arbrisseaux ou des arbres peu élevés. En Nouvelle-Calédonie, nous citerons *D. balansae, D. lycopodioides, D. taxoides* et *D. araucarioides ;* à Bornéo, *D. beccarii ;* aux Philippines et à Bornéo, *D. falciforme ;* en Malaisie, à Bornéo, aux Philippines, aux îles Fidji, *D. elatum ;* au Chili, *D. fonckii ;* en Nouvelle-Guinée, *D. guineense ;* enfin, en Tasmanie, *D. franklinii.* Parmi les espèces néo-zélandaises, mis à part *D. laxifolium* et *D. bidwillii*, espèces buissonnantes, qui freinent l'érosion des sols, surtout la seconde dont les branches sont basses et radicantes, certaines fournissent un bois intéressant, notamment *D. biforme, D. colensoi* et *D. cupressinum*.

Le genre *Podocarpus* comprend des arbres et des arbrisseaux toujours verts, habitant les forêts de montagne des régions tropicales, subtropicales et même tempérées de l'hémisphère austral. Ce sont des Végétaux à branches verticillées ou insérées irrégulièrement. Leurs feuilles sont très variables : elles sont rassemblées ou clairsemées sur les rameaux, où elles sont disposées en spirale, ou bien elles peuvent être (mais plus rarement) pectinées, ou encore superposées ; elles sont par ailleurs aciculaires, ou squamiformes, ou larges (elles ont de 20 cm à 30 cm de longueur) ; elles sont soit fines et tendres, soit épaisses et de la consistance du cuir. Il s'agit d'espèces habituellement dioïques, avec des chatons mâles, denses et fins, cylindriques, et des chatons femelles formés par deux à quatre écailles, dont une seule est fertile, avec un ou deux ovules, dont l'un seulement devient mature.

Les écailles stériles fusionnent souvent avec la partie supérieure du pétiole, en donnant un réceptacle charnu, parfois vivement coloré, qui supporte la graine ; quelquefois, l'infrutescence est ligneuse. Certaines espèces présentent un intérêt pratique : leur bois, généralement jaunâtre, mais aussi brun ou rougeâtre, sans distinction nette entre l'aubier et le duramen, est uniforme, de bonne conservation, facile à travailler, et d'un beau poli.

Les *Podocarpus* néo-zélandais sont les plus importants, et surtout *Podocarpus totara*, qui peut atteindre une hauteur de plus de 30 m, avec un diamètre de 1,50 m à 2,50 m ; son bois est très apprécié pour la fabrication des contre-plaqués (utilisés pour la construction des bateaux et le mobilier), ainsi que pour la menuiserie et les ouvrages maritimes. Ses feuilles sont petites, acutiformes et aiguës. Pour des travaux plus ordinaires, on emploie *P. spicatus, P. ferrugineus* et *P. dacrydioides*, ce dernier atteignant 60 m de hauteur et possédant une écorce fine, des rameaux graciles et pendants, et des feuilles squamiformes, superposées et disposées en spirale.

Les quelques espèces australiennes, que l'on retrouve parfois jusqu'en Indonésie, ont peu d'importance du point de vue économique. La Tasmanie en possède une, les îles Fidji deux, et la Nouvelle-Calédonie cinq. En Nouvelle-Guinée, diverses espèces atteignent de hautes altitudes dans les forêts de montagne supérieures, en même temps que des *Nothofagus*, des *Papuacedrus* et des *Dacrydium ;* plus bas, elles sont associées à *Lithocarpus, Phyllocladus* et *Araucaria cunninghamii.* Nombreuses sont les espèces asiatiques, plus importantes dans les montagnes d'Indonésie, que l'on trouve en forêts mixtes mêlées aux genres *Phyllocladus, Dacrydium, Agathis,* etc. ; certaines vont jusqu'au Japon au nord, et à l'Himalaya à l'ouest ; dans cette chaîne, nous citerons *P. neriifolius*, qui peut atteindre 40 m de hauteur.

En Afrique, le genre *Podocarpus* a pour aire la partie orientale montagneuse. Dans les forêts pluviales d'Afrique du Sud, on en rencontre quatre espèces ; d'autres croissent au nord, en Tanzanie, au Kenya et en Éthiopie. *P. dawei, P. milanjianus* et *P. gracilior* ont un bois intéressant. En Amérique, la distribution des nombreuses espèces commence aux Antilles et au sud du Mexique, pour suivre les Andes jusqu'à leur extrémité méridionale ; il en existe des espèces tropicales, subtropicales et de climats tempérés et tempérés chauds. *P. montanus* et *P. macrostachys*, de Colombie et du Pérou, atteignent 3 000 m d'altitude ; deux espèces sont propres au Brésil, dont l'une, *P. lambertii*, est associée à *Araucaria angustifolia*, à un niveau plus chaud. *P. parlatorei* est propre aux forêts tempérées chaudes du sud de la Bolivie et du nord de l'Argentine ; deux espèces seulement vivent sous un climat tempéré en Argentine et au Chili : *P. andinus* et *P. nubigenus*.



J. Provansal - Jacana

◀ **Welwitschia mirabilis** ***habite les steppes subdésertiques du Sud-Ouest africain. Cette curieuse espèce est désormais protégée, car elle est en voie de disparition.***

GNÉTINÉES

Les Gnétinées (Chlamydospermes, ou Gnétophytes) constituent la classe la plus évoluée des Gymnospermes, avec des caractères intermédiaires entre celles-ci et les Angiospermes. Mais il ne semble pas qu'on puisse les considérer comme étant à l'origine de ces dernières, car les fossiles découverts, peu anciens, demeurent d'attribution incertaine; elles remontent à une période à laquelle les Angiospermes étaient déjà apparues depuis longtemps, c'est-à-dire à la fin du Mésozoïque. On peut donc supposer qu'il s'agit d'un groupe de Gymnospermes à spécialisation tardive, avec une évolution parallèle à celle des Angiospermes. Elles comprennent trois familles si diverses que chacune constitue un ordre à elle seule; elles représenteraient des phases évolutives indépendantes de phylums proches.

L'unique caractère propre aux Gymnospermes que l'on retrouve chez les Gnétinées est l'ovule non enfermé dans un ovaire. En revanche, d'autres caractères évoquent ceux des Angiospermes; parmi ces traits nous pouvons citer : la présence d'une enveloppe autour des inflorescences, tout au moins dans les fleurs mâles, formée par des bractées partiellement soudées (amphigone), et qui cependant, selon certains auteurs, ne peut pas être comparée à un véritable périanthe; un bois secondaire hétéroxylé, avec des vaisseaux primitifs pourvus de trachéides; l'absence de canaux résinifères; des sporophylles réunies en inflorescences, parfois bisexuelles; des téguments ovulaires formant en s'allongeant un tube micropylaire, et constituant une première ébauche d'appareil stigmatique; un gamétophyte mâle réduit; une microsporophylle ayant l'aspect d'une véritable étamine chez *Ephedra;* des feuilles larges et réticulées chez *Gnetum*; chez *Ephedra* et *Gnetum*, l'existence de systèmes particuliers, qui ferment le canal tégumentaire après la fécondation, pour protéger l'embryon, grâce à un mécanisme qui reste imparfait par rapport à celui qui existe chez les Angiospermes.

Les gamétophytes femelles et la reproduction ont, chez *Welwitschia* et chez *Gnetum,* des caractères très aberrants, indices d'une évolution poussée jusqu'à la sénilité : ainsi il n'y a plus d'archégones.

Le cambium primaire, actif pendant un temps relativement bref, est remplacé par des cambiums secondaires extra-fasciculaires de l'écorce, qui donnent le bois secondaire. Les inflorescences mâles sont plus ou moins fusionnées en complexes staminaux; les feuilles sont opposées ou verticillées. Trois genres seulement correspondent aux trois familles, ils sont très différents les uns des autres et distribués sur des aires disjointes.

La famille des Welwitschiacées *(Welwitschiaceae)* comprend un unique représentant, *Welwitschia mirabilis*. C'est une plante dioïque, des régions steppiques et subdésertiques de l'Angola méridional et du Sud-Ouest africain, présente de la côte de l'océan Atlantique jusqu'à une centaine de kilomètres à l'intérieur, où elle semble liée à un régime particulier de pluies. La grosse tige tubéreuse, très raccourcie et bilobée, d'un diamètre pouvant atteindre 1 m, est pourvue seulement de deux longues feuilles coriaces et rubaniformes, persistant pendant toute la vie de la plante, et s'accroissant indéfiniment à la base grâce à un méristème; ces feuilles se divisent en segments, le long des nervures parallèles, et se détruisent graduellement à l'extrémité. La racine est robuste et longuement pivotante. Les inflorescences sont des grappes de strobiles situées à l'aisselle des feuilles; chacun des strobiles est composé d'écailles, avec à l'aisselle une fleur formée par un périanthe de deux bractées et par un synandre chez les

▼ **Welwitschia mirabilis** : ***strobiles disposés en grappes à l'aisselle des feuilles.***



P. Jamain - Jacana


C. Nardin - Jacana

▲ *Les* **Ephedra** *sont des plantes à port de prêles apparemment dépourvues de feuilles et aux fructifications vivement colorées. Elles présentent une adaptation xérophile prononcée.*

mâles, et au centre une fleur femelle avortée; chez les fleurs femelles, les strobiles sont formés par le périanthe et un seul ovule.

Le mode de pollinisation est l'entomophilie : les Insectes sont attirés par la formation d'une goutte de liquide sur l'ovule. Lors de la fécondation, des tubes prothalliens femelles vont à travers le nucelle, à la rencontre des tubes polliniques, phénomène unique chez les Spermaphytes. Les graines, discoïdales, sont sèches et pourvues d'une aile, et sont enfermées dans le strobile femelle qui a l'aspect d'un cône de Conifère.

Les Éphédracées *(Ephedraceae)* sont une famille de plantes à adaptation xérophile prononcée, avec quarante espèces, largement distribuées dans les régions steppiques ou désertiques, de l'Asie centrale à la Méditerranée, en Amérique du Nord et sur les Andes. Ce sont des plantes équisétiformes ou genistiformes, généralement de petite taille, à tiges fines et très ramifiées, parfois retombantes, avec des rameaux articulés et des feuilles réduites et squamiformes, situées aux nœuds. Les fleurs sont unisexuées, monoïques ou dioïques, à l'exception de celles d'*Ephedra campylotropa*, dont les inflorescences sont bisexuées; les fleurs sont vivement colorées et attirent les Insectes, la pollinisation étant entomogame. Dans l'appareil sexuel femelle, contrairement à ce qui a lieu chez *Welwitschia* et chez *Gnetum*, les archégones sont encore présents. Les graines sont habituellement entourées par une enveloppe dérivant des bractées, qui peut devenir une fausse baie si elle prend une consistance charnue; dans d'autres cas, il y a des graines sèches, ailées ou non. On tire de certaines éphèdres et en particulier d'*Ephedra sinica* et d'*E. shennungiana*, qui habitent la Chine, de l'éphédrine, qui a une action mydriatique semblable à celle de l'adrénaline. *E. distachya* est une espèce des régions méditerranéennes, remontant sur le littoral atlantique jusque sur la côte Sud de la Bretagne.

Chez la famille des Gnétacées *(Gnetaceae)*, on trouve des lianes, des arbres ou des arbrisseaux (genre *Gnetum*), souvent dioïques et habitant les forêts pluviales d'Asie tropicale, d'Afrique occidentale, d'Amazonie et du Queensland, avec une quinzaine d'espèces. Les feuilles sont assez grandes, opposées, pétiolées, planes, à nervures pennées et à consistance de cuir. Les inflorescences, en grappes, consistent en épis de fleurs verticillées unisexuées; les fleurs mâles ont un périanthe à deux feuilles concrescentes, les femelles possédant un seul ovule, avec un tube micropylaire et un double tégument. Lors de la fécondation, des noyaux libres du sommet du nucelle jouent le rôle d'oosphère.

BIBLIOGRAPHIE

World Geography of Forest Resources (Géographie mondiale des ressources forestières), The Ronald Press Company, New York, 1956. - CAPPELLETTI C., *Trattato di Botanica (Traité de botanique), UTET,* Turin, 1967. - CHADEFAUD M. et EMBERGER L., *Traité de botanique,* t. II, *les Végétaux vasculaires,* Masson, 1960. - CORE E., *Plant Taxonomy (Taxonomie végétale),* Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, 1955. - DARRAH W., *Principles of Paleobotany (Principes de paléobotanique),* The Ronald Press Company, New York, 1960. - GAUSSEN H., *les Gymnospermes actuelles et fossiles. Abiétacées,* fasc. 6, 1960, - fasc. 7, 1964, - fasc. 8, 1966. *Taxodiacées,* fasc. 9, 1967. *Cupressacées,* fasc. 10, 1968. *Araucariacées, Céphalotaxacées,* fasc. 11, 1970. *Podocarpines,* fasc. 12, 1973, Faculté des sciences, Toulouse. - KRÜSSMANN G., *Handbuch der Nadelgehölze,* P. Parey, Berlin, Hambourg, 1972. - MARTENS P., *les Gnétophytes,* Gebrüder Barntraeger, Berlin, Stuttgart, 1971. - PARDÉ L., *les Conifères,* La Maison rustique, Paris, 1955. - PLAISANCE G., *Guide des forêts de France,* Nef de Paris, éd., 1961, Paris. - STRASBURGER E. et ses coll., *Trattato di Botanica (Traité de botanique),* SEL, Milan, 1951. - VEDEL H., LANGE J., LUZU G., *Arbres et arbustes de nos forêts et de nos jardins* (traduit du Danois), F. Nathan, imprimé en Hollande sans date.